



Pro gradu -tutkielma

Maantiede

Luonnonmaantiede

Islannin virtavesien piilevyyhteisöt – vertailukohteena Pohjois-Fennoskandia

Vilja Tupola

2019

Ohjaaja: Janne Soininen

HELSINGIN YLIOPISTO
MATEMAATTIS-LUONNONTIETEELLINEN TIEDEKUNTA
GEOTIETEIDEN JA MAANTIETEEN OSASTO
MAANTIEDE

PL 64 (Gustaf Hällströmin katu 2)
00014 Helsingin yliopisto

Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty Matemaattis-luonnontieteellinen		Laitos/Institution – Department Geotieteiden ja maantieteen osasto
Tekijä/Författare – Author Vilja Tupola		
Työn nimi / Arbetets titel – Title Islannin virtavesien piilevyyhteisöt – vertailukohteena Pohjois-Fennoskandia		
Oppiaine / Läroämne – Subject Luonnonmaantiede		
Työn laji/Arbetets art – Level Pro gradu - tutkielma	Aika/Datum – Month and year Helmikuu 2019	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages 65 s. + liitteet
<p>Tiivistelmä/Referat – Abstract</p> <p>Eliöiden levinneisyys ja runsaus ovat jatkuvassa vuorovaikutuksessa spatiaalisten ja ajallisten tekijöiden kanssa. Paikallisten ympäristömuuttujien ohella mikro-organismeihin vaikuttavat myös suuren mittakaavan alueelliset ja historialliset tekijät, kuten makro-organismeilla. Piilevät esiintyvät monimuotoisina vesiekosysteemeissä ja reagoivat herkästi veden fysikaalis-kemiallisiin ja bioottisiin muuttujiin sopien näin ollen hyvin ympäristöolojen ja -muutoksen indikaattoreiksi. Piilevillä on vesistöissä tärkeä rooli niin ekosysteemin perustuottajina kuin aineiden kiertoon osallistujina. Erityisesti pohjoisten ja vuoristoisten alueiden virtavedet ovat herkkiä ilmastomuutoksen vaikutuksille. Etenkin Islannissa ilmaston lämpeneminen voi johtaa maatalouden huomattavaan kasvuun, mikä nostaa virtavesien ravinnemäärää. Korkeusgradientti ilmentää eliöiden reagoitua ympäristöolosuhteissa tapahtuneisiin muutoksiin pienellä maantieteellisellä alueella.</p> <p>Tutkimuksessa tarkastellaan Islannin arktis-alpiinisten virtavesien ympäristötekijöiden vaikutuksia piilevien lajirunsauteen ja lajistoon. Käytettäviin ympäristömuuttujiin sisältyvät veden fysikaaliset ja kemialliset ominaisuudet, korkeus meren pinnasta sekä uoman ja näyte kivien koot. Erityisesti halutaan käsitellä korkeusgradientin vaikutuksia piileviin. Ilmiötä on tutkittu aiemmin melko vähän. Lisäksi maantieteellisen sijainnin vaikutuksia lajistoihin, lajirunsauteen ja ympäristöoloihin tarkastellaan vertailemalla tämän tutkimuksen aineistoa Pohjois-Suomesta ja -Norjasta kerättyyn vastaavaan aineistoon.</p> <p>Tutkimuksen aineisto kerättiin elokuussa 2016 Islannista pitkin huomattavaa korkeusgradienttia virtavesistä. Näytepaikkoja oli yhteensä 45. Muuttujien keskinäisiä riippuvuuksia sekä ympäristömuuttujien ja lajirunsauteen välisiä suhteita tarkasteltiin Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimen ja hajontakuvioiden avulla. Lajirunsauteen vaihtelua tutkittiin myös yleistetyillä lineaarisilla malleilla (GLM). Lajiston vaihtelua tarkasteltiin redundanssianalyysin (RDA) avulla. Aineistoa tutkittiin vertailuaineistoon nähden ei-parametrisen moniulotteisen skaalauksen (NMDS), pääkomponenttianalyysin (PCA) ja similariteettianalyysin (ANOSIM) avulla.</p> <p>Piilevien lajirunsautea määrittivät eniten virtausnopeus, veden pH, uoman syvyys, sähkönjohtavuus ja korkeus. Piilevälajistoon vaikuttivat eniten kokonaisfosfori, veden pH, uoman syvyys sekä lämpötila. Islannin ja Pohjois-Fennoskandian paikalliset lajimäärät olivat melko samanlaisia, mutta lajit erosivat suurelta osin toisistaan. Ympäristömuuttujissa oli myös eroa alueiden välillä, mutta vähemmän verrattuna lajistoihin. Paikalliset ympäristömuuttujat vaikuttivat korkeutta enemmän lajirunsauteen ja lajistoon. Veden pH määritteli erityisen merkittävänä tekijänä piilevyyhteisöjä. Tutkimus osoittaa, että Islannin eristyneisyys voi vaikuttaa alueellisiin lajiston eroihin piilevien hyvästä leviämiskyvystä huolimatta. Toisaalta myös ympäristömuuttujat erosivat alueiden välillä, mikä voi tarkoittaa sitä, että paikalliset ympäristöolot määräävät eri lajien menestymisen habitaateissa vaikka alueilla olisi samanlaiset lajipoolit.</p>		
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Piilevät, lajirunsaus, korkeus, arktis-alpiiniset virtavedet, Islanti		
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited		
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information		

Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty Faculty of science		Laitos/Institution– Department Department of geosciences and geography	
Tekijä/Författare – Author Vilja Tupola			
Työn nimi / Arbetets titel – Title Diatom communities in Iceland – comparison with North Fennoscandia			
Oppiaine /Läroämne – Subject Physical geography			
Työn laji/Arbetets art – Level Master's thesis		Aika/Datum – Month and year February 2019	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages 65 p. + appendices
<p>Tiivistelmä/Referat – Abstract</p> <p>Distribution and abundance of organisms are in constant interaction with spatial and temporal factors. In addition to local environmental variables, micro-organisms are also affected by large-scale regional and historical factors, such as macro-organisms. Diatoms occur diversely in aquatic ecosystems and react sensitively to physical, chemical and biotic variables of water, thus they are well suited indicators of environmental conditions and change. Diatoms play an important role as primary producers and as participants of the cycle of materials. Particularly, streams in the northern and alpine regions are more sensitive to the effects of climate change than other locations. Especially in Iceland, global warming can lead to a significant increase of agriculture that increases the amount of nutrients received by streams. An elevation gradient represents how organisms react to environmental change in a small geographical area.</p> <p>This study examines the effects of environmental factors to diatom species richness and community composition in the arctic-alpine streams in Iceland. In this research, environmental variables include physical and chemical characteristics of water, elevation above sea level and channel and sample stone measurements. As a special topic, the study examines how the effects of elevation change affect to diatoms. This phenomenon has had minor studies in the past. In addition, the study examines the effects of geographical location on community composition, species richness and environmental conditions by comparing to this data and the data collected from Northern Finland and Norway.</p> <p>The data of this study was collected in August 2016 in Iceland from streams in areas with strong elevation gradients. There were 45 sample sites in total. The interdependencies of the environmental variables and relation between the environmental variables and the species richness were examined using Spearman's order correlation coefficient and scatter patterns. The variation of species richness was examined with generalized linear models (GLM). The variation of community composition was analyzed with redundancy analysis (RDA). The data of Iceland was compared to the data of North Fennoscandia with non-metric multidimensional scaling (NMDS), principal component analysis (PCA) and analysis of similarities (ANOSIM).</p> <p>The species richness was best explained by current velocity, pH of water, channel depth, conductivity and elevation. The community composition was most affected by total phosphorus, pH, channel depth and temperature. The local species richness in Iceland and North Fennoscandia were quite similar, but the species composition differed mostly between the regions. There were also differences in environmental variables between the regions, but less than the case of species. The local environmental variables affected the species richness and the community composition more than elevation. The most significant factor to determine the diatom communities was pH of water. An isolation of Iceland can affect the regional differences of community composition despite the good dispersal ability of diatoms. However, the environmental variables differed regionally, so communities can occur in both areas, but local environmental variables determine the success of the species in each habitat.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Diatoms, species richness, elevation, arctic-alpine streams, Iceland			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

Sisällysluettelo

1. Johdanto	3
2. Mikro-organismit	5
2.1. Lajimäärän ja lajiston muutos spatiaalisesti	5
2.2. Lajiyhteisöjen muodostuminen	6
3. Korkeusgradientti	9
3.1. Korkeuden yhteys ympäristöoloihin	9
3.2. Korkeuden yhteys lajirunsauteen	10
4. Virtavesien ominaisuudet	12
4.1. Arktis-alpiininen virtavesiekosysteemi	13
5. Piilevät	14
5.1. Rakenne ja luokittelu	15
5.2. Piileville merkittäviä ympäristötekijöitä	16
5.2.1. Fysikaaliset muuttujat	17
5.2.2. Kemialliset muuttujat	19
6. Tutkimusalue	21
6.1. Lounais- ja Keski-Islandi	21
6.2. Etelä-Islandi	22
6.3. Koillis-Islandi	22
6.4. Luoteis-Islandi	23
7. Tutkimusaineisto ja -menetelmä	25
7.1. Aineiston keruu	25
7.2. Näytteiden käsittely ja -määritys	26
7.3. Aineiston esikäsittely	26
7.4. Tilastolliset analyysit	27
8. Tulokset	29
8.1. Selittävät muuttujat	29
8.2. Vastemuuttujat	30
8.3. Lajirunsauden suhde ympäristömuuttujiin	31
8.3.1. Yleistetyt lineaariset mallit (GLM)	32
8.4. Piilevälajiston suhde ympäristömuuttujiin	35
8.4.1. Redundanssianalyysi (RDA)	35

8.5. Piilevien ja ympäristöolojen erot Islannin ja Pohjois-Fennoskandian välillä	36
8.5.1. Ei-parametrinen moniulotteinen skaalaus (NMDS), pääkomponentti- (PCA) ja similariteettianalyysi (ANOSIM)	36
9. Tulosten tarkastelu	39
9.1. Tutkimuspurojen kemialliset ominaisuudet	39
9.2. Runsaimmat lajit	40
9.3. Lajirunsautta säätelevät ympäristötekijät	41
9.4. Korkeuden vaikutus ympäristömuuttujiin ja piilevyhteisöihin	42
9.5. Lajistoon vaikuttavat ympäristötekijät	44
9.6. Lajimäärien, lajistojen ja ympäristöolojen alueelliset erot	46
9.7. Tulosten luotettavuustarkastelu	47
9.8. Jatkotutkimuksen tarve	48
10. Johtopäätökset	48
11. Kiitokset	51
Kirjallisuus	52
Liitteet	66

1. Johdanto

Lajien levinneisyyttä ja lajiyhteisöjen muodostumista on tutkittu kauan (Gaston 2000). Yhteisöekologiassa yhtenä tärkeänä tavoitteena on määrittää päätekijät, joista eliöiden yhteisö rakenne koostuu ja ennustaa muutoksia perustuen näihin ympäristöllisiin gradientteihin (Soininen et al. 2004). Mikro-organismien tehokkaan leviämiskyvyn ja suuren lukumäärän seurauksena (Finlay 2002), niiden universaalia leviämistä on pidetty vallitsevana olettamuksena (Soininen 2012). Eriävän näkemyksen mukaan mikrobien levinneisyys mukailee paikallisten ympäristöolojen lisäksi myös suuren mittakaavan leviämis-, historia- ja evoluutiotekijöitä (Nekola & White 1999; Soininen et al. 2016). Eliöyhteisöjen muodostuminen on olennainen aihepiiri etenkin virtavesiekologiassa, jossa eliöiden levinneisyys ja runsaus ovat jatkuvassa vuorovaikutuksessa tilallisen eli spatiaalisen ja ajallisen eli temporaalisen näkökulman kanssa (Poff 1997). Virtavesihabitaateissa ympäristönvaihtelu esiintyy usein intensiivisenä ja noudattaa säännöllisyyttä (Soininen 2007). Vesien pohjaeliöstöllä on lisäksi merkittävä rooli energian ja materian virtojen kontrolloijana vaikuttaen laajemmin biogeokemialliseen kiertoon (Williamson et al. 2016). Korkeuden ja lajien monimuotoisuuden yhteys on kompleksinen ilmiö, jota määrittelevät ilmasto-olot, historialliset tekijät, alueelliset tekijät ja bioottiset interaktiot (Grytnes & McCain 2007). Korkeusgradientti tarjoaa erityisesti tietoa abioottisten olosuhteiden muutosten vaikutuksesta lajiyhteisöihin pienellä maantieteellisellä alueella (Gill et al. 2013). Yleispätevää teoriaa mikro-organismien suhteesta korkeuteen ei ole toistaiseksi saavutettu (Wang et al. 2011).

Piilevät esiintyvät lajirikkaina ja universaaleina erityyppisissä akvaattisissa ekosysteemeissä (Potapova & Charles 2002). Piilevät reagoivat herkästi veden fysikaalisiin, kemiallisiin ja biologisiin muuttujiin, mikä tekee niistä tärkeitä ympäristöolojen ja -muutoksen indikaattoreita (Soininen 2007; Eloranta et al. 2007). Lisäksi piilevien ekologia ja taksonomia tunnetaan melko hyvin (Soininen 2007), eikä piilevänäytteenotto ja -määrittäminen vaadi suuria kustannuksia (Stevenson et al. 2010). Tämän työn tutkimuskohteet sijoittuvat Islantiin, jonka virtavesissä etenkin ravinnekuormat ja näin myös rehevöityminen voivat yleistyä tulevaisuudessa, kun globaalin lämpötilan nousun myötä maatalous mahdollisesti lisääntyy alueella (Gudmundsdottir et al. 2013). Tutkimuksen aineisto koostuu piilevänäytteistä ja ympäristömuuttujista, jotka on kerätty ja mitattu Islannin virtavesistä eri korkeuksilta. Tutkimuksen tarkoituksena on tarkastella arktis-alpiinisten virtavesien piilevien lajirunsauksia ja lajistoa suhteessa paikallisiin ympäristötekijöihin, joista erityisenä tekijänä käsitellään korkeusgradientin vaikutuksia. Islannin lajistoa, lajimääriä ja ympäristöoloja vertaillaan Pohjois-Fennoskandiasta eli Pohjois-Suomesta ja -Norjasta kerätyn

vastaavan aineiston kanssa ja pohditaan, missä määrin maantieteellinen sijainti vaikuttaa lajistoihin. Tutkimus pyrkii löytämään vastauksia seuraaviin kysymyksiin:

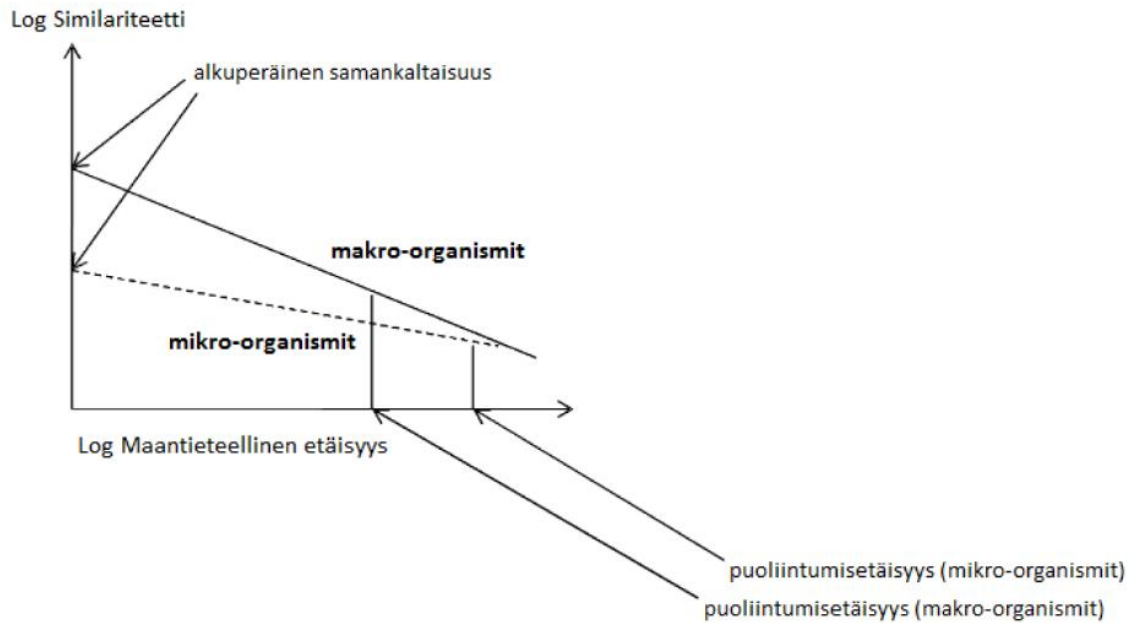
1. Mitkä ympäristötekijät säätelevät piilevien lajirunsautta Islannissa?
2. Mitkä ympäristötekijät vaikuttavat piilevälajistoon Islannin virtavesissä?
3. Miten piilevälajistot, paikalliset lajimäärät ja ympäristömuuttujat eroavat Islannin ja Pohjois-Fennoskandian välillä?

2. Mikro-organismit

2.1. Lajimäärän ja lajiston muutos spatiaalisesti

Lajimäärä on yksinkertaisin tapa kuvailla lajiyhteisöjä sekä alueellista monimuotoisuutta (Magurran 1988) ja muuttujan avulla tehdään usein paikallista lajivertailua, mutta tarkastellaan myös suuremman mittakaavan alueellisia lajipooleja (Cornell 1999). Lajimäärä luo perustan monelle yhteisörakennetta selittävälle ekologiselle mallille (Stevens 1989). Lajimäärän ja pinta-alan välistä suhdetta (*species-area relationship*) on yleisesti käytetty ilmentämään lajimäärän vaihtelua tutkitun alueen koon mukaan ja lähes aina lajimäärä kasvaa pinta-alan kasvaessa (Storch et al. 2007; Soininen 2012). Makro-organismien ja maaeliöiden lajimäärien ja pinta-alan suhdetta on tutkittu huomattavasti enemmän verrattuna mikro-organismeihin ja etenkin akvaattisiin eliöyhteisöihin (Bolgovics et al. 2015). Mikro-organismien lajimäärän ja pinta-alan välinen suhde esiintyy heikompana makro-organismeihin verrattuna, mutta lajimäärässä esiintyy kuitenkin kasvua pinta-alan suurentuessa (Soininen 2012). Vesistöjen pohjalla elävillä piilevillä on tässä yhteydessä huomattu selkeä lajimäärän nousu, joka oli kuitenkin pienempi verrattuna isompiin organismeihin (Bolgovics et al. 2015). Mikro-organismeilla paikalliselta alueelta löytyy tyypillisesti suuri osa samoista lajeista mitä globaalillakin mittakaavalla, mikä tarkoittaa että mikrobeilla esiintyy korkea paikallinen lajirunsaus (Fenchel 1993; Finlay & Clarke 1999). Jos oletetaan mikro-organismien esiintyvän kosmopoliittisesti, globaalilla tasolla lajimäärä pysyy paikalliseen lajimäärään suhteutettuna melko pienenä, sillä samat lajit voivat esiintyä suuren välimatkan päässä toisistaan.

Yhteisön similariteetin muutosnopeus (*distance-decay*) kuvastaa, kuinka yhteisön samankaltaisuus vähenee maantieteellisen etäisyyden myötä (Nekola & White 1999) ja lajiston muuttumista paikkojen välillä (Soininen et al. 2016). Yhteisön samankaltaisuuden vähenemisessä on havaittavissa erot mikro- ja makro-organismien välillä (Kuva 1). Korkea lajiston vaihtuminen on yhteydessä rajoittuneeseen leviämiseen ja/tai vahvaan suhteeseen paikallisten ympäristötekijöiden kanssa (Soininen 2012). Hillebrand et al. (2001) tutkivat piileviä, ripsieläimiä, koralleja ja monisukasmatoja samankaltaisissa habitaateissa (esimerkiksi lämpötila, valoisuus ja suolaisuus yhteneväisiä) välimatkan vaihdellessa 1 – 1000 km ja osoittivat, että lajien samankaltaisuus väheni merkittävästi välimatkan myötä. Piilevillä ja ripsieläimillä similariteetin väheneminen oli kuitenkin heikompa suhteessa isompiin organismeihin. On siis oletettavaa, että eliöiden koolla on vaikutusta levinneisyyteen (Storch et al. 2007).



Kuva 1. Havainnekuva lajiyhteisöjen samankaltaisuuden vähenemisessä (distance-decay). Mikro-organismeilla on matalampi alkuperäinen similariteetti (samankaltaisuus 1 km etäisyydellä), loivempi samankaltaisuuden vähenemisen käyrä ja pidempi puoliintumisetäisyys (välimatka, joka tarvitaan puolittamaan alkuperäinen samankaltaisuus) verrattuna makro-organismeihin (Soininen et al. 2011, tekijän muokkaama kuva).

2.2. Lajiyhteisöjen muodostuminen

Mikrobien universaali levinneisyys on vallinnut pitkään käsityksenä mikrobiekologien keskuudessa (Soininen 2012). Baas-Becking-hypoteesi (1934) ”Kaikkea on kaikkialla, ympäristö valitsee” viittaa mikro-organismien tehokkaaseen leviämiskykyyn sekä paikallisten ympäristöolojen vaikutukseen monimuotoisuuden ja lajiston alueellisen vaihtelun määrittäjinä. Finlay (2002) korostaa artikkelissaan tehokkaan leviämisen ohella mikro-organismien pientä kokoa ja suurta lukumäärää. Mikro-organismit käyttävät tietyllä alueella harvempia resursseja, joten ne pystyvät ylläpitämään suurta populaatiotiheyttä (Martiny et al. 2006). Mikroisilla aitotumaisilla eliöillä on myös merkittävä kyky sopeutua moniin ekologisiin tekijöihin, kuten lämpötilaan ja suolaisuuteen (Noland & Gojdic 1967). Lisäksi mikro-organismien pieni paikallinen sukupuuttoriski ja paikallista monipuolistumista vähentävä matala lajiutumistaso edesauttavat laajaa esiintyvyyttä (Finlay & Fenchel 2004). Matala lajiutumistaso aiheutuu mikrobien korkeasta leviämiskyvystä ja leviämisteiden puuttumisesta, mikä estää maantieteellistä eriytymistä ja erityisesti allopatrista lajiutumista, jolloin populaatio jää eristyksiin muista populaatioista (Finlay & Fenchel 2004). Paikalliset ympäristöolot voisivat siis määrittää myös piileviä riippumatta maantieteellisestä

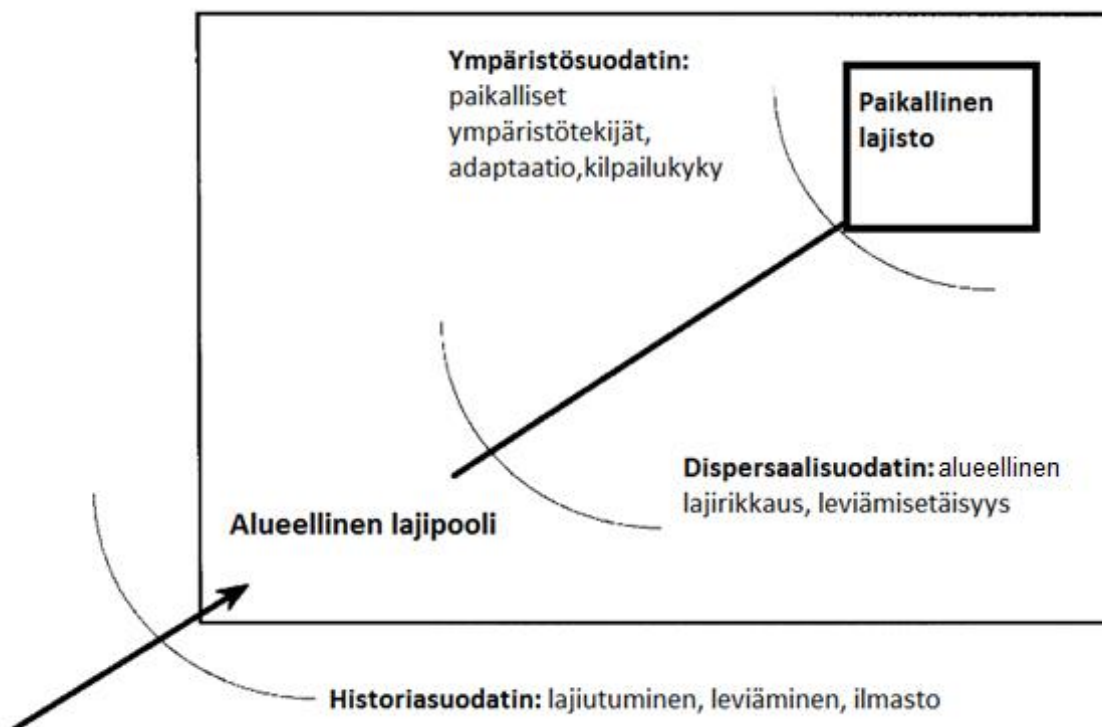
sijainnista. Potapovan & Charlesin (2002) mukaan tällöin mistä tahansa samankaltaisesta ympäristöstä tulisi löytyä myös samankaltainen piilevyhteisö.

Vastakkaisen ja yhä hyväksytymmäksi tulleen näkemyksen mukaan mikro-organismien levinneisyyteen vaikuttavat paikallisten ympäristötekijöiden lisäksi myös suuren mittakaavan historia-, evoluutio- ja leviämisprosessit (Nekola & White 1999; Soininen et al. 2016). Näiden suurempien prosessien vaikutuksesta mikrobien esiintymisalueet näyttäytyisivät rajallisina (Soininen 2007). Vaikka piilevätutkimuksessa onkin pitkään tukeuduttu pelkkiin paikallisiin ympäristömuuttujiin yhteisörakenteeseen tekijöiden arvioinnissa (Potapova & Charles 2002), lisääntyvässä määrin tarkasteluun on otettu mukaan myös alueellisia tekijöitä ja osoitettu, että myös piilevien taustalla vaikuttaisivat ison mittakaavan alueelliset prosessit (Vanormelingen et al. 2008). Esimerkiksi Tangin et al. (2013) mukaan alueelliset prosessit, kuten ilmasto ja levinneisyshistoria, vaikuttivat paikallisen tason ympäristömuuttujiin, jotka puolestaan määrittivät piilevyhteisöjä. Alueellisesti rakentuneet vuoden keskilämpötila ja pH nousivat merkittäviksi ympäristötekijöiksi. Vaikka Potapovan & Charlesin (2002) tutkimuksessa paikallinen ympäristö vaikutti merkittävimmin piilevyhteisöjen muodostumiseen virtavesissä, tiettyjen lajien levinneisyydessä oli nähtävissä alueellista rajoittuneisuutta.

Piilevien ekologia eroaa voimakkaasti erilaisten lajiryhmien välillä. Soininen et al. (2016) jakoivat piilevälajit kolmeen ekologiseen ryhmään perustuen lajien piirteisiin (engl. trait): 1) pienikokoisiin ja tolerantteihin matalan profiilin lajeiksi, 2) suurikokoisempaan korkeaan profiiliin ja 3) liikkuvaan profiiliin. Kahden jälkimmäisen ryhmän kohdalla resurssien vähyys vaikuttaa herkemmin, mutta ne pystyvät kehittämään erikostuneita tapoja pärjätäkseen ympäristössä. Piilevälajikoostumukset vaihtelivat merkittävästi eri mannerten välillä kuvastaen paikallisia vesikemiallisia ympäristöoloja, mutta myös laaja-alaisia ilmasto- ja sijaintitekijöitä. Piilevälajikoostumus noudatti enemmän maantieteellisiä alueita, mutta ryhmäkoostumus mukaili paikallisia ympäristömuuttujia. Piilevien lajimäärässä on lisäksi havaittu merkittävää kasvua leveyspiirin myötä liittyen vahvasti virtavesihabitaattien resurssien saatavuuteen (Passy 2010), mikä eroaa yleisestä universaalista eliölajimäärän laskusta napoja kohti (Hillebrand 2004).

Mikro-organismien lajiyhteisön muodostumista voidaan kuvata eri mittakaavoin esiintyvien habitaattipiirtein eli niin sanottujen suodattimien kautta (Kuva 2). Tällöin oletuksena on, että mikro-organismeihin vaikuttavat niin alueelliset prosessit kuin paikalliset ympäristötekijät (Soininen 2012). Mikrobin on läpäistävä kunkin suodattimien ominaispiirteet päästäkseen osaksi paikallista eliöyhteisöä (Hillebrand & Blenckner 2002) ja elämään elinvoimaisena yhteisössä (Soininen 2012).

Historiasuodatin sisältää suuren mittakaavan historiallisia, ilmastollisia ja evolutiivisia tekijöitä, jotka määrittävät lajiston alueelliselle tasolle (Hillebrand & Blenckner 2002). Historialliset tapahtumat ovat voineet luoda leviämiseiteitä, joiden vaikutus ulottuu nykyisiin mikro-organismiyhteisöihin (Martiny et al. 2006). Historiallisena ilmastoon vaikuttavana tekijänä jäätiköityminen boreaalisella vyöhykkeellä on merkittävästi määrittänyt eliöstöä (Soininen 2012). Geologiset tapahtumat, kuten vuoristojen syntyminen, ovat voineet säädellä eliöiden levinneisyysalueita. Evoluutiotekijöinä etenkin lajiutuminen ja leviämiskyky ovat merkittäviä vaikuttajia (Hillebrand & Blenckner 2002). Dispersaalisuodatin viittaa leviämiseen ja vaikuttaa alueelliseen monimuotoisuuteen sisältäen lisääntymisominaisuudet ja leviämisetäisyyksien määrän (Soininen 2007). Leviäminen tapahtuu joko aktiivisesti tai passiivisesti. Eläimille tyypillinen aktiivinen leviäminen tarkoittaa siirtymistä itse habitaatista toiseen ilman luonnonelementtien apua. Kuten muut mikro-organismit, piilevät leviävät pääasiassa passiivisesti etenkin vedenvirtausten, mutta myös eläinten ja tuulen kuljettamina (Kristiansen 1996) ja pystyvät muodostamaan vastustuskykyisiä ja lepotilassa olevia elämänvaiheita selviytyäkseen pitkillä leviämisvälimatkoilla (Roberts & Cohan 1995). Sään ääri-ilmiöt, esimerkiksi hurrikaanit, edesauttavat pienten organismien leviämistä (Finlay 2002).



Kuva 2. Globaali lajisto määrittyy historiasuodattimen kautta alueelliseksi lajipooliksi. Alueellinen eliöyhteisö suodattuu dispersaali- ja ympäristösuodattimen kautta paikalliseksi lajistoksi, joka pystyy ylläpitämään elinvoimaisia yhteisöjä habitaatissa (Hillebrand & Blenckner 2002, tekijän muokkaama kuva).

Viimeisenä ympäristösuodatin suodattaa paikallisen lajiston mitaten lajien sopeutumiskykyä paikallisiin bioottisiin ja abioottisiin tekijöihin (Soininen 2007). Piilevien lajistoa säätelevät etenkin veden vesikemia, vesieliöiden laidunnus ja kilpailukyky (Soininen 2007). Paikallisista ympäristötekijöistä veden pH ja sähkönjohtavuus on huomattu yleisesti merkittävimmiksi piileviin vaikuttaviksi tekijöiksi (Soininen 2007). Piileviin vaikuttavista ympäristötekijöistä kerrotaan tarkemmin kappaleessa 5.2. Menestyäkseen eliöyhteisössä tulokkaan on kyettävä syrjäyttämään paikalliset populaatiot, jotka saattavat olla valmiiksi paremmin soveltuvia tiettyihin olosuhteisiin (Martiny et al. 2006). Tietyt piilevälajit, kuten *Achnanthes minutissima*, ovat kykeneviä suodattumaan laajasti erilaisiin ympäristöihin, kun taas toiset lajit esiintyvät hyvin rajoittuneilla alueilla (Soininen 2012). Jos mikro-organismien esiintyvyyden oletetaan olevan maailmanlaajuista, niiden tarvitsisi läpäistä vain paikallinen ympäristösuodatin (Soininen 2007).

3. Korkeusgradientti

3.1. Korkeuden yhteys ympäristöoloihin

Korkeusgradientti tarjoaa mahdollisuuden tarkastella, kuinka eliöyhteisöt vastaavat muutoksiin abioottisissa olosuhteissa suhteellisen pienellä maantieteellisellä alueella (Gill et al. 2013). Toisin sanoen korkeusgradientti vaikuttaa ympäristötekijöihin ja näiden kautta epäsuorasti eliöyhteisöihin. Alpiinisella alueella kasvillisuus vähenee kasvavan korkeuden myötä vaihettuen metsäisestä maastosta puurajan yläpuoliseen karumpaan pensas- ja ruohokasvillisuuteen rajoittuen lopulta lumi- ja jääkerrokseen (Arbogast 2011). Näin ollen kasvillisuuden tuoma varjostus vesistöihin vähenee nousevan korkeuden seurauksena. Korkeammilla alueilla esiintyy matalammat ja kapeammat virtavesiuomat ja voimakkaampi veden virtausnopeus verrattuna keski- ja matalien korkeuksien topografisesti tasaisempaan ympäristöön (Arbogast 2011). Korkeuden suhteen yhtenä selkeänä muuttujana pidetty ilman lämpötila laskee monotonisesti korkeuden myötä 0,3-0,6 °C jokaisen 100 metrin matkalta ja myös ilmanpaine vähenee (Körner 2007; Grytnes & McCain 2007). Sadannan suhde korkeuteen ei ole yksiselitteinen, sillä maksimaalista sadantaa ilmenee keskikorkeuksilla, mutta myös matalilla alueilla (Grytnes & McCain 2007). Lisäksi sadannan on havaittu kasvavan korkeuden mukana (Grytnes & McCain 2007). Säteilyn määrä voi lisääntyä korkeuden kasvaessa, mutta tällöin taivaan on oltava suhteellisen pilvetön (Körner 2007). Vastoin yleistä käsitystä, tuulisuus saattaa vähentyä korkeuden kasvaessa, sillä topografiset muodot antavat tuulensuojaa vuoristoalueilla (Körner 2007).

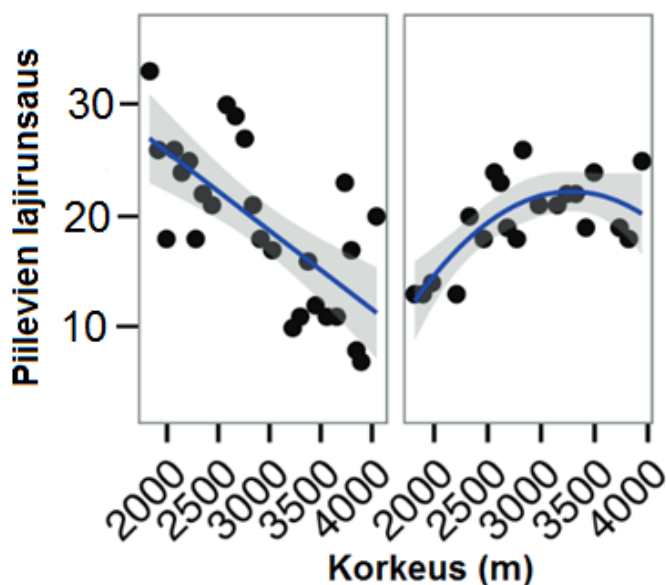
Myös lämpenevän ilmaston potentiaalisia seurauksia on kätevää tutkia korkeusgradientilla edellä mainittujen ympäristömuutosten, biologisten yhteisöjen vaihtelun ja kompaktin tutkimusalueen vuoksi (Grytnes & McCain 2007). Korkealla sijaitsevien ekosysteemien odotetaan tulevaisuudessa olevan herkkiä ilmastomuuton lisäksi ihmistoiminnalle, johon sisältyvät esimerkiksi metsäteollisuus, maatalous ja rehevöityminen (Wang et al. 2016).

3.2. Korkeuden yhteys lajirunsauteen

Leveyspiirin vaikutus lajirunsauteen on ollut merkittävin ekologeja kiinnostanut ilmiö jo pitkään (Hillebrand 2004). Korkeusgradientissa on havaittu yhtymäkohtia leveyspiirin gradienttiin, jossa lajirunsaus vähenee monotonisesti laskevan lämpötilan ja siitä seuraavan tuottavuuden laskun johdosta (Rahbek 1995). Kasvavan korkeuden on siis oletettu johtavan lajirunsauden vähenemiseen ja käsitys on noussut jo varhain ekologien keskuudessa hyväksytyksi (MacArthur 1972; Brown 1988), vaikka ilmiöllä ei ollut runsasta lähdeaineistoa (Rahbek 1995). Korkeuden ja eliöiden monimuotoisuuden suhdetta voi tarkastella ilmastollisen, spatiaalisen, historiallisen ja bioottisen kategorian kautta (Grytnes & McCain 2007). Ilmastollisesta näkökulmasta abioottiset tekijät muokkaavat lajien jakautumista, kun esimerkiksi karu elinympäristö toimii lajirunsausta vähentävänä tekijänä korkealla sijaitsevilla paikoilla (Wang et al. 2011). Spatiaalisuuden huomioiden lajistoa saattavat rajoittaa alueet ja leviämisesteet (Wang et al. 2011). Historiallisesta näkökulmasta erot esimerkiksi evolutionaarisessa historiassa korkeusgradientilla voivat vaikuttaa lajistoon ja lajirunsauksiin ja bioottinen kategoria painottaa interaktioita lajien välillä (Grytnes & McCain 2007; Wang et al. 2011). Lajirunsaus saattaa vähentyä korkeuden kasvaessa, mutta väheneminen ei välttämättä tapahdu monotonisesti (Rahbek 1995). Joskus lajirunsauden huippu voi esiintyä rinteiden keskikorkeudella johtuen jatkuvasta ja riittävästä vedensaannista, joka ei välttämättä toteudu matalassa ympäristössä (Rahbek 1995). Korkean sijainnin paikoissa veden kapeammat virtauskanavat luovat lajeille epävakaaammasta kosteusolosuhteesta verrattujen tasankojen suuriin kanaviin (Grytnes & McCain 2007). Muita lajirunsauden ja korkeuden suhteeseen vaikuttavia ympäristötekijöitä voivat olla esimerkiksi geologiset häiriöt ja rinteiden jyrkkyysolosuhteet (Rahbek 1995). Lajirunsaus voi nousta korkeuden kasvaessa esimerkiksi, kun eliöiden habitaatteja häiritsevä ihmistoiminta on voimakasta matalilla korkeuksilla ja vähenee keskikorkeuksille mentäessä (Nogués-Bravo et al. 2008).

Edeltävä tarkastelu korkeuden ja eliöyhteisöjen välisestä suhteesta perustuu pitkälti makro-organismeihin, sillä mikro-organismeista tutkimustietoa on ilmiön puitteissa selvästi vähemmän (Wang et al. 2011). Maaperässä esiintyviä mikro-organismeja on kuitenkin jonkin verran tutkittu

korkeuteen liittyvissä tutkimuksissa (Shen et al. 2013), mutta akvaattisten mikrobien yhteys korkeusgradienttiin on jäänyt vähemmälle huomiolle (Wang et al. 2016). Piileväyhteisöjen ja korkeusgradientin suhteesta esiintyy tutkimuksia (esim. Ormerod et al. 1994; Wang et al. 2011; Hassan et al. 2013; Wang et al. 2016; Teittinen et al. 2016) mutta ilmiöstä ei ole saatu selkeitä johtopäätöksiä. Korkeus näyttää vaikuttavan epäsuorasti piileviin ympäristömuuttujien kautta. Piilevien esiintyvyyttä määrittävät erityisesti korkeuden mukaan muuttuvat abioottiset tekijät, kuten veden kemialliset ominaisuudet ja varjostusolosuhteet (Wang et al. 2011). Yhä korkeampaan ympäristöön ulottuva ihmisen toiminnasta johtuva ravinnekuormien kasvu vahvistaa perustuotantoa virtavesissä, millä on vaikutusta pohjalevien lajimäärään (Cardinale et al. 2009). Ormerod et al. (1994) havaitsivat piilevien lajirunsauden laskevan korkeuden myötä. Yhteneväiseen tulokseen päätyivät myös Wang et al. (2011), jotka osoittivat lisäksi bakteerien lajirunsauden nousevan korkeuden johdosta, joten mikro-organismeissa voi esiintyä erilaista jakautumista korkeuden suhteen myös lajiryhmien välillä. Wang et al. (2016) huomasivat korkeuden ja piilevien lajirunsauden suhteen esiintyvän myös yksihuippuisena eli lajeja esiintyi eniten keskikorkeudella tietyissä näytepaikoissa (Kuva 3), mikä sopii edellä mainittuun Rahbekin (1995) analyysiin.

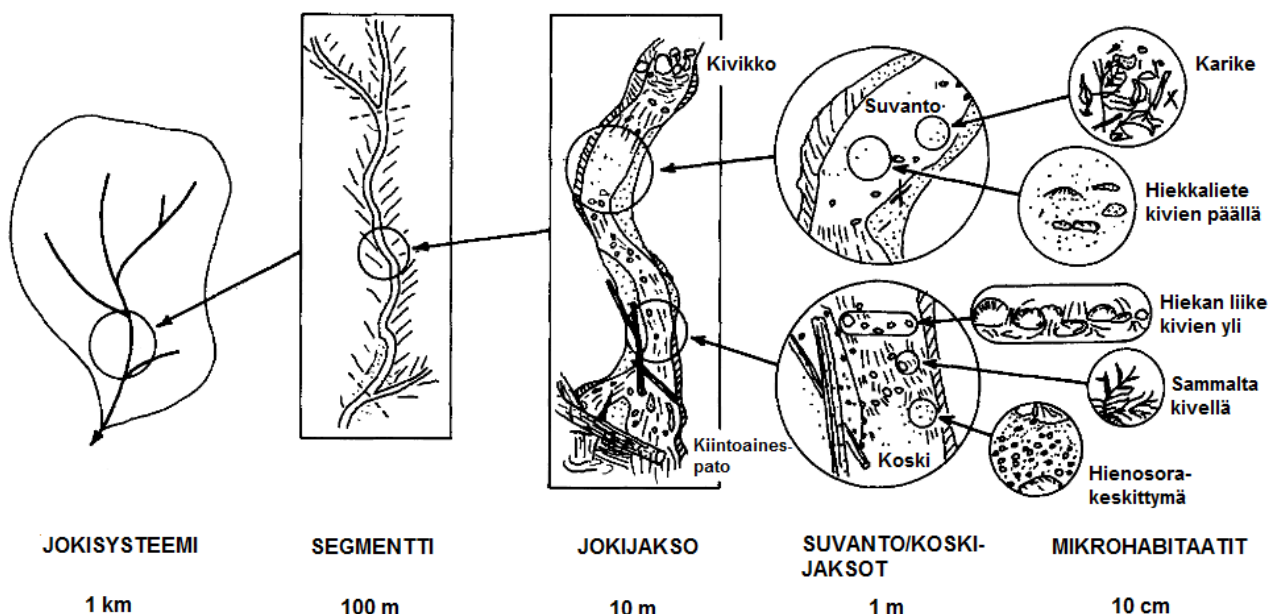


Kuva 3. Piilevien lajirunsauden havaittiin laskevana ja yksihuippuisena kahden eri Kiinan vuoristoalueen virtavesissä korkeuden noustessa (Wang et al. 2011; 2016, tekijän muokkaama kuva).

4. Virtavesien ominaisuudet

Joet kuvastavat biogeokemiallisia prosesseja, jotka esiintyvät ympäröivällä valuma-alueella, jokivarsivyöhykkeellä ja joen sisällä sekä kuljettavat materiaalia maalta valtameriin (Palmer et al. 2001). Eri korkeuksissa erilaisissa ekosysteemeissä virtaavissa joissa esiintyy ravinnepitoisuuksien, hydrologisten osien, joen geomorfologian, pohjan alustan ja jokivarsien kasvillisuuden vaihtelua (Young et al. 2008). Joen virtaama vaihtelee ajallisesti ja määrä riippuu maaperän varastointikyvystä, mutta virtaaman kasvukorkeuden muodostaa valuma-alueen morfologia ja virtavesikanavien laajuus sekä muoto (Arnell 2002). Virtavesien niin paikallaan pysyvät kuin liikkuvat organismit ovat vahvasti riippuvaisia ohivirtaavan veden liikkeistä (Pringle et al. 1988).

Frissell et al. (1986) jakoivat virtavesisysteemin hierarkkisesti erilaisiin osa-alueisiin (Kuva 4). Jokisysteemiin muodostavat tietyn valuma-alueen kaikki virtavedet (Frissell et al. 1986). Jokisysteemin ominaispiirteet määräytyvät valuma-alueen geologiasta ja ilmastosta (Frissell et al. 1986). Jokisysteemi koostuu yläjuoksulla olevista kapeista puromaisista kanavista, jotka kasvattavat leveyttään alajuoksua kohti mentäessä (Eloranta et al. 2007). Segmentti on jokisysteemin osa, joka käsittää yhtenäisen kallioperätyypin ja rajautuu vesiputouksiin ja sivu-uomiin (Frissell et al. 1986). Jokisegmentin tasapainoa voi muuttaa esimerkiksi jokin geologinen tapahtuma, kuten tulivuorenpurkaus, tai ihmistoimintaan liittyvä tekijä, esimerkiksi patoaminen (Frissell et al. 1986). Jokijakso on hierarkiassa segmentin osa, jota rajaavat uoman rinteiden rikkoutumat, sivurinteet, uoman pohjan leveys, jokivarsikasvillisuus ja rantatörmän materiaali (Frissell et al. 1986). Jokijakso koostuu alasysteemistä eli nopean ja hitaan virran koskista ja suvannoista (Eloranta et al. 2007). Koski- ja suvantovyöhykkeisiin liittyvät niille ominainen topografia, vedenpinnan kaltevuus, syvyys ja virtausnopeuden malli (Frissell et al. 1986). Suvannoissa pohjalle kasaantuu tyypillisesti kiintoainetta hitaan virtauksen johdosta (Eloranta et al. 2007). Kaikista pienimmän jokisysteemin osa-alueen muodostavat mikrohabitaatit, jotka tarkoittavat yhden koski- tai suvantovaiheen sisällä esiintyviä erilaisia ympäristöjä, jotka eroavat toisistaan muun muassa syvyyden, virran voimakkuuden ja pohjan rakenteen suhteen (Eloranta et al. 2007). Ne ovat seurausta monenlaisista fysikaalisista tekijöistä, kuten virtavesiuoman muodosta, kivilajeista, valumasta ja karikkeesta (Brussock et al. 1985). Fysikaalinen heterogeenisyys on tärkeä tekijä, joka vaikuttaa esimerkiksi paikalliseen biotoiseen monimuotoisuuteen (Vannote et al. 1980), ravinne-dynamiikkaan sekä levien ja makrofyyttien jakautumiseen (Pringle et al. 1988), orgaanisen aineksen kerääntymiseen ja jakautumiseen (Webster et al. 1994) sekä biotoisiin interaktioihin (Power 1992).



Kuva 4. Virtavesistön jaottelu hierarkkisesti eri osa-alueisiin. Erilaiset mikrohabetatit ovat yhden koski- tai suvantovaiheen jaksoja, suvanto- ja koskivyöhykkeet kuuluvat jokijaksoon, jokijakso puolestaan on osa segmenttiä, joka taas sisältyy jokisysteemin osaksi. Kunkin vyöhykkeen esimerkkipituus näkyy osa-alueen nimen alla (Frissell et al. 1986, kuva tekijän muokkaama).

4.1. Arktis-alpiininen virtavesiekosysteemi

Arktis-alpiiniseen ympäristöön lukeutuu pohjoinen sijainti ja muuttuvan korkeuden myötä esiintyvä vuoristoisuus. Arktinen alue määritellään puurajan pohjoispuoliseksi alueeksi, jossa heinäkuun keskilämpötila on noin 10 °C (Brittain et al. 2009). Islanti sijoittuu arktisen ja subarktisen vyöhykkeen raja-alueelle, kuuluen kuitenkin suurelta osin subarktiseen vyöhykkeeseen, sillä maan puuttomuus johtuu pääosin alueella vallinneesta metsäkadosta (Brittain et al. 2009). Islannin alpiininen korkokuva asettaa kuitenkin virtavesiympäristöön paikoin karut olosuhteet, vaikka rannikonläheisillä alueilla mereisyys voi toimia lämpötiloja tasoittavana tekijänä. Alloktonista eli maaekosysteemistä peräisin olevaa kasvimateriaalia siirtyy akvaattisiin ekosysteemeihin etenkin subarktisella alueella, mutta myös puurajan yläpuolella paikoissa, joissa jokivarsien kasvillisuus esiintyy runsaana (Brittain et al. 2009). Harvemman jokivarsikasvillisuuden alueella joet sisältävät merkittävästi vähemmän kariketta, jolloin vesi pysyy kirkkaampana (Ward 1994). Lisäksi veden kirkkautta ylläpitävät jokien pohjat, jotka koostuvat pääosin peruskalliosta ja kivistä (Ward 1994).

Arktis-alpiinisten purojen veden lämpötilat vaihtelevat viileästä kylmään ja lämpötila laskee nousevan korkeuden ja leveyspiirin myötä (Ward 1994; Brittain et al. 2009). Virtavesien vuodenaikaista kiertoa säätelevät jäänmuodostus- ja sulamisvaiheet vaikuttavat veden lämpötilaan

ja lisäksi sulamisvedet pystyvät nostamaan virtaaman määrän hyvin runsaaksi, vaikka joet Islannissa eivät ole erityisen pitkiä (Chapin & Shaver 1981; Brittain et al. 2009). Veden virtausnopeus on korkea jyrkkien topografisten erojen vaikutuksesta aiheuttaen veden happirikkauden ja turbulenttisuuden (Ward 1994) ja tämä vaatii arktis-alpiinisilta virtavesieliöiltä sopeutumiskykyä. Lisäksi arktis-alpiinisten virtavesien ympäristö on usein tuulinen, joten vain karuihin talviolosuhteisiin soveltuvat eliöt menestyvät alueilla (Ward 1994). Tutkimusalueen puuttomuuden seurauksena virtavesiekosysteemi vastaanottaa suuren määrän valoa, minkä johdosta puroihin vaikuttavat merkittävimmin lämpötila ja ravinteet (Ward 1994). Kokonaisuudessaan ravinteiden puute eli oligotrofisuus, rajoittunut alloktionen aineksen määrä, matalat lämpötilat sekä pitkäjaksoinen jää- ja lumipeite pitävät kasvukauden lyhyenä ja rajoittavat lajirunsautta, biomassaa sekä tuottavuutta arktisissa-alpiinisissa virtavesissä (Brittain et al. 2009).

5. Piilevät

Piilevät ovat yksisoluisia aitotumallisia perustuottajiin kuuluvia leviä, joiden ominaispiirteisiin kuuluu silikaatista koostuva solukuori (Dixit et al. 1992). Ne elävät runsaina ja monimuotoisina yhteisöinä, joten piilevälajeja arvioidaan olevan 100 000 – 200 000 (Vanormelingen et al. 2008; Hildebrand et al. 2012). Suurin osa piilevälajeista vaihtelee kooltaan 10-50 µm välillä (Hildebrand et al. 2012). Piilevät esiintyvät joko yksittäin, ketjuina tai kolonioina erilaisissa akvaattisissa ekosysteemeissä, joissa kosteutta ja valoa esiintyy riittävästi (Eloranta et al. 2007). Piilevät voivat elää erilaisilla kasvualustoilla: epiliittiset levät kiinnittyneinä kiviin, epifyytiset kasveihin, epipsammiset hiekkaan ja epipeeliset sedimenttiin (Dixit et al. 1992). Osa piilevistä pystyy myös esiintymään vapaasti vedessä ilman kasvualustaa (Stevenson 1996a). Piilevien lisääntyminen tapahtuu solunjakautumisen kautta, jolloin molempien solukuoren puoliskojen sisälle syntyy uusi puolisko (Eloranta et al. 2007). Kun lajikohtainen minimikoko on saavutettu, alkaa suvullinen lisääntyminen niin sanottujen auksosporien muodostumisen avulla (Eloranta et al. 2007).

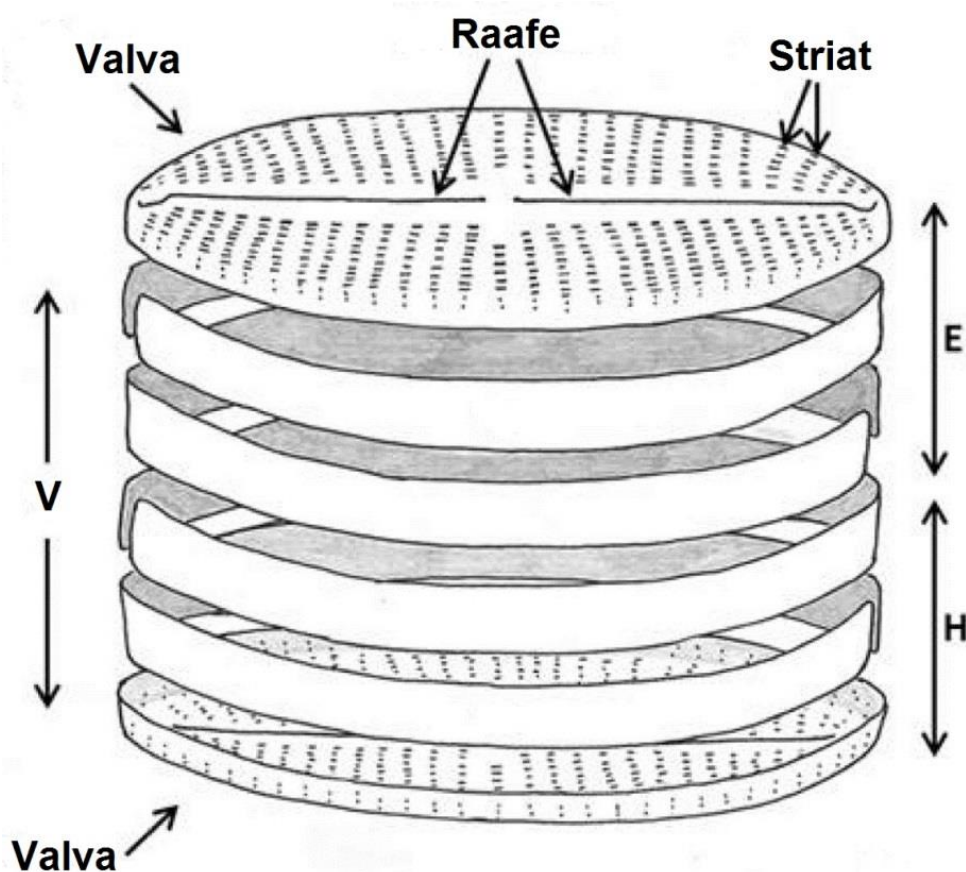
Piilevien käyttöön ympäristöllisten olosuhteiden indikaattoreina virtavesissä on kolme perussyitä: niiden merkittävyys ekosysteemitomijoina, hyödyllisyys ympäristöolojen indikoijina ja käyttöhelppous (Stevenson et al. 2010). Piilevillä on merkitys globaalissa hiilenkierrossa, hapentuottajana ja eläimille ravinnontarjoajana (Dixit et al. 1992). Niiden tuottavuus on tyypillisesti hyvin suurta verrattuna muihin leväryhmiin (Hildebrand et al. 2012). Piilevät reagoivat herkästi moniin fysikaalisiin, kemiallisiin ja biologisiin muutuksiin, kuten lämpötilaan (Descy & Mouvet 1984), ravinnepitoisuuksiin (Pan et al. 1996) ja laidunnukseen (McCormick & Stevenson 1989), mikä tekee niistä luotettavampia pidemmän aikavälin ympäristömuutoksen kuvaajia kuin pelkät

vedenlaadun fysikaalis-kemialliset mittaukset (Soininen 2007; Eloranta et al. 2007). Piilevät esiintyvät monimuotoisina habitaateissa ja etenkin yleisimmät lajit ovat suhteellisen helposti tunnistettavissa verrattuna muihin korkean monimuotoisuuden leviin tai selkärangattomiin (Stevenson et al. 2010). Näytteenotto ja määrittäminen eivät vaadi suuria kustannuksia (Stevenson et al. 2010).

5.1. Rakenne ja luokittelu

Piilevien silikaatista muodostuva soluseinä eli frustuli koostuu kahdesta puolikkaasta: epiteekasta ja hypoteekasta sekä näiden sisältämästä valvasta ja valvoja yhdistävistä vyötäisnauhoista (Kuva 5). Epiteekalla tarkoitetaan solun vanhempaa osaa, kun taas hypoteeka on muodostunut myöhemmin (Round et al. 1990). Valvassa on erotettavissa muodoltaan vaihtelevia huokosia, strioja (Cox 2014). Rakenteen muoto ja valvan kuviointi vaihtelevat suuresti eri lajien ja sukujen välillä, mikä tarjoaa vankan perustan piilevien lajinmäärittämiselle (Dimitrovski et al. 2011). Piileväsoluja laskettaessa valvojen määrä on olennainen tekijä (Dixit et al. 1992).

Piilevät voidaan jakaa kahteen ryhmään perustuen muotoon, kokoon ja piinkuoren erilaisiin rakenteisiin: kiekkomaiset säteittäissymmetriset lajit kuuluvat *Centrales*-lahkoon ja pitkittäis- sekä poikittaissymmetriset *Pennales*-lahkoon (Eloranta et al. 2007). *Pennales*-piilevät voidaan erottaa edelleen raafettomiin (*Fragilariophyceae*) ja raafellisiin (*Bacillariophyceae*) lahkoihin (Round et al. 1990). Näistä jälkimmäisen ominaispiirteisiin kuuluva raafe tarkoittaa pitkänomaista lovea valvassa, jonka avulla piilevät pystyvät liikkumaan kasvualustansa pitkin (Round et al. 1990; Cox 2014). Vanormelingen et al. (2008) kyseenalaistivat piilevien luokittelua. Heidän mukaansa piilevien lajitunnistus pitkälti morfologisiin eli muotoon liittyviin ominaisuuksiin perustuen voisi olla ongelmallista, sillä täyttä ymmärrystä muodon vaihtelusta lajien välillä ei ole. Piilevälajit voivat sisältää erillisiä kryptisiä kokonaisuuksia, jolloin esimerkiksi lisääntymiskyky ja molekyyli-data kertovat piilevillä enemmän geneettisestä yhteensopivuudesta kuin morfologinen samankaltaisuus (Mann 1999). Tuntemus näistä kokonaisuuksista voisi syventää ymmärrystä myös piilevien maantieteellisestä sijainnista (Vanormelingen et al. 2008).



Kuva 5. Piilevän soluseinän rakenne pitkittäis- ja poikittaissymmetrisillä lajeilla. Kuori eli frustuli koostuu kahdesta puolikkaasta, vanhemmasta epiteekasta (E) ja nuoremasta hypoteekasta (H), jotka sisältävät valvan. Valvat ovat liittyneenä toisiinsa vyötäisnauhojen (V) avulla. Valvoissa on huokosrivejä, joita kutsutaan strioiksi ja näillä solut ovat yhteydessä ympäristöönsä. Pennales-lahkon piilevillä on nähtävissä valvan läpi kulkeva raafe, joka mahdollistaa piilevien liikkumisen pinnoilla (Cox 2014, tekijän muokkaama kuva).

5.2. Piileville merkittäviä ympäristötekijöitä

Piileväyhteisölle merkittäviin ympäristömuuttujiin vaikuttavat ensinnäkin suuren mittakaavan valuma-alueen ominaisuudet: topografia, jyrkkyys, kasvillisuus ja maankäyttö, jotka puolestaan kuvastavat alueen geologiaa, ilmastoa ja ihmistoimintaa (Biggs 1996). Pienen mittakaavan ympäristötekijät kerryttävät ja kuluttavat pohjalevästön biomassaa jatkuvassa prosessissa. Biomassan kertymävaiheessa, jolloin leväyhteisö levittäytyy uuteen habitaattiin, esimerkiksi ravinteet, lämpötila ja valo nousevat merkittävään rooliin levien kasvun nopeuttajina (Biggs 1996). Biomassaa kuluttavin tekijöihin kuuluvat pohjaeläinten laidunnus, veden korkea virtausnopeus ja kiintoaineen hankaava vaikutus (Biggs 1996). Pohjaeläinten laidunnusta säätelevät pohjaeläinyhteisön tiheys, leväyhteisön rakenne ja kehitystaso, alustan materiaali, hydrologiset

olosuhteet sekä pohjaleviin aiemmin kohdistunut laidunnus (Eloranta et al. 2007). Vaikka laidunnuksella on pääosin biomassaa vähentävä vaikutus, pohjalevy yhteisön pinta on parhaiten tarjolla laiduntajille, joten pohjakerrosten levät saattavat kuitenkin hyötyä kasvutilan lisääntymisestä ja ravinteiden paremmasta saatavuudesta. Lisäksi laidunnuksesta tyhjentynyt kasvualusta voidaan vallata nopeasti uusien levien toimesta. Pohjalevy yhteisö on jatkuvassa muutoksessa veden virtausten vaihteluiden ja kiintoaineen aiheuttaman abraasion vuoksi. Suuri osa piilevälajeista kykenee kuitenkin selviytymään erilaisilla kasvualustoilla, mutta ne kehittävät vakaita yhteisöjä vain tarpeeksi häiriöttömissä olosuhteissa (Stevenson et al. 1996a). Piilevy yhteisö on usein tulosta ympäristöolojen kumulatiivisesta vaikutuksesta viimeisen kahden tai kolmen viikon ajalta (Allen et al. 1977).

Piileviin vaikuttavat ympäristötekijät voidaan jaotella edelleen bioottisiin, fysikaalisiin ja kemiallisiin muuttujiin. Bioottisia vuorovaikutuksia ei tarkasteltu tässä tutkimuksessa, mutta ne ovat silti merkittävä osa piilevy yhteisöjen dynamiikkaa. Merkittäviin bioottisiin muuttujiin kuuluu laidunnuksen lisäksi kilpailukyky. Ympäristössä, jossa olosuhteet eivät rajoita kasvua, nopeakasvuiset hyvän kilpailukyvyn omaavat piilevät voivat runsastua nopeasti ja vähentää harvojen ja hidaskasvuisten lajien määrää (Gudmundsdottir et al. 2013). Fysikaalisista ja kemiallisista muuttujista käsitellään seuraavassa kappaleessa piileville olennaisia tekijöitä. Kaikki käsiteltävät muuttujat on sisällytetty tutkimukseen, valo-olosuhteita lukuun ottamatta. Kuten edellisessä kappaleessa mainittiin, valo on tärkeä tekijä pohjalevien olemassaololle, mutta tutkimusalueen puuttomuuden huomioiden on oletettavaa, etteivät pohjalevät ole kovin riippuvaisia valo-olosuhteista. Näin ollen varjostusta ei ollut tarvetta mitata. On otettava huomioon, että piileviin vaikuttaa kompleksinen kokonaisuus erilaisia ympäristötekijöitä, eikä minkään yksittäisen ympäristömuuttujan perusteella pysty vetämään johtopäätöksiä sen vaikutuksista leväyhteisöön.

5.2.1. Fysikaaliset muuttujat

Valo on olennainen tekijä virtavesissä mahdollistaen levien perustuotannon yhteyttämisprosessin kautta vaikuttaen leväyhteisön muodostukseen ja levien fysiologiaan (Stevenson 1996a). Valo-olosuhteet voivat vaihdella huomattavasti virtavesihabitaatissa. Valon intensiteetti esiintyy suurimpana matalissa ja kirkkaissa vesissä, kun taas syvään tai turbulenttiseen veteen valo ei pääse voimakkaana (Hill 1996). Temporaalista muutosta valo-olosuhteisiin tuo auringon lyhyellä aikavälillä esiintyvät vuorokautiset tai pitkäkestoisemmat vuodenaikaiset vaihtelut (Hill 1996). Veden lisäksi liuennut orgaaninen aines, epäorgaaniset partikkelit ja kasviplankton hajottavat ja imevät valoa säädellen sen määrää ja laatua (Hill 1996). Häiriöttömissä olosuhteissa levät

lisääntyvät runsaasti ja alkavat rajoittaa toisten levien valonsaantia (Hill 1996). Tällöin sopivat elintilat vähenevät. Etenkin virtavesiympäristössä rantojen kasvillisuus voi tuoda myös runsaasti varjostusta levähabitaattiin (Wetzel 1983), mutta arktisten alueiden puuttomilla rannoilla varjostus jää vähäiseksi (Gudmundsdottir et al. 2011a). Valon määrä, laatu ja vaihtelevuus ei ole pohjaleviin ensisijaisesti vaikuttava tekijä, kunhan perustuotannon ylläpito ei häiriinny (Eloranta et al. 2007).

Vedenvirtaus vaihtelee niin ajallisesti kuin paikallisesti virtavesiyhteisössä muuttaen jatkuvasti piilevien elinolosuhteita. Virtausnopeus määrittelee pohjan partikkeleiden koon ja näin ollen säätelee myös vesikasvillisuutta (Eloranta et al. 2007) sekä vaikuttaa ravinteiden kuljetukseen ja niiden saatavuuteen (Stevenson 1996b). Veden turbulenssi liike johtaa vesimassan hapettumiseen, jolloin sedimentin hajotusreaktiot ja ravinteiden vapautuminen nopeutuvat, mikä johtaa levien tehokkaampaan ravinteiden vastaanottamiseen (Eloranta et al. 2007). Myös hitaampi virtausnopeus voi tuoda ravinteita paremmin saataville eliöille, kun ravinteet eivät pääse kulkeutumaan nopeasti alajuoksulle (Closs et al. 2004). Veden voimakkaalla virtauksella voi olla positiivinen vaikutus piilevien kasvuun, kun kuolleet ja heikot leväyksilöt poistuvat kasvustosta virtaaman mukana jättäen tilaa elinvoimaisille soluille (Eloranta et al. 2007). Vakaasti alustansa kiinnittyneet piilevät pystyvät välttämään parhaiten virtauksen tuomaa häiriötä (Stevenson 1996b). Jos virtaus kuitenkin voimistuu liian suureksi, vahvimmatkin solut irtoavat alustastaan (Stevenson 1996b). Jos veden virtaus puolestaan on erittäin matala, seisova vesi ei pysty välittämään pohjaleville tarpeeksi ravinteita (Stevenson 1996b).

Makeiden vesien alustaan kiinnittyvien levien habitaattien lämpötilaan vaikuttaa monia tekijöitä, kuten suora auringonsäteily, valon tulokulma, korkeus ja mantereisuus (DeNicola 1996). Kapeiden purouomien kasvillisuus voi säädellä lämpötilaa varjostuksen kautta. Piilevien biomassassa on havaittu yleisesti suuremmaksi lämpimissä virtavesissä, sillä korkea lämpötila lisää levien kasvunopeutta ja nostaa aineenvaihdunnan tasoa (Stevenson 1996a). Lämpötilalla on vaikutusta myös leväyhteisön lajikoostumukseen ja yleisimpien lajien dominanssiin yhteisössä (DeNicola 1996). Piilevien on havaittu syrjäyttävän muita leviä habitaatissa, kun lämpötila on 5-20 °C (Stevenson 1996a). Piilevät ovat keskeisiä perustuottajia myös kylmissä arktisissa ja subarktisissa virtavesissä (Biggs 1996). Epiliittiset piilevät pystyvät levittäytymään nopeasti habitaattiin, joka vapautuu talven aikaisesta lumi- ja jääpeitteestä (Roberts et al. 2004). Piilevien solukoon ja veden lämpötilan suhdetta on käsitelty monissa tutkimuksissa, jotka ovat osoittaneet solukoon pienenevän lämpötilan noustessa (Montagnes & Franklin 2001), mutta toistuvasti tätä ilmiötä ei ole havaittu (Adams et al. 2013).

Lisäksi mitattaviin fysikaalisiin muuttujiin kuuluivat näyte kivien koko sekä uoman leveys ja -syvyys. Kivikoolla saattaa olla vaikutusta kasvualustan tasapainoon (Teittinen et al. 2016). Suuri kivikoko ja uoman syvyys voivat yhteisvaikutuksena luoda häiriöttömän kasvupaikan monipuoliselle pohjalevâyhteisölle (Teittinen et al. 2016). Uoman syvyys voi olla lisäksi yhteydessä valo-olosuhteiden muutoksiin (Virtanen & Soininen 2012), mutta merkitys voi olla suurempi samean veden ympäristössä verrattuna kirkasvetisiin olosuhteisiin.

5.2.2. Kemialliset muuttujat

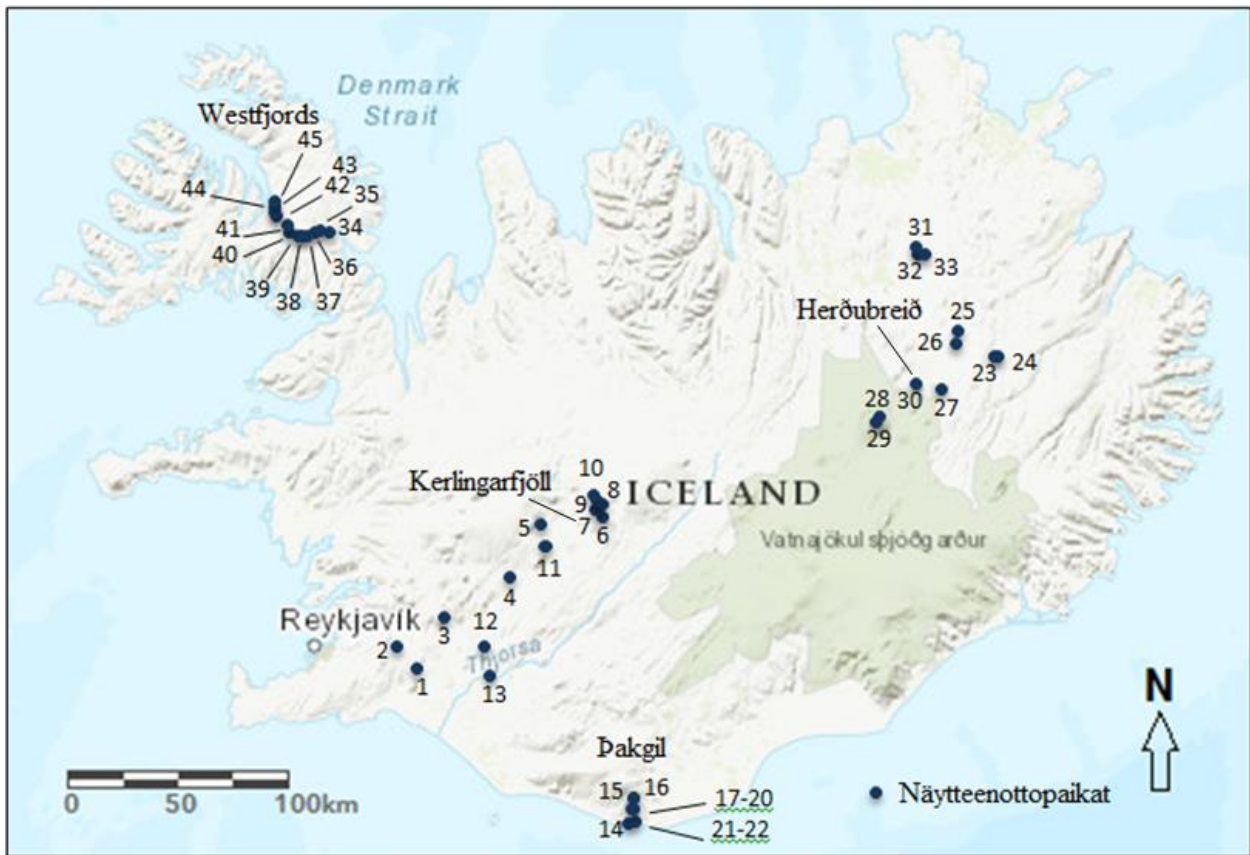
Kemialliset tekijät kuvastavat materiaalia, joka on liuennut veteen tai on kiinnittyneenä veden partikkeleihin (Arnell 2002). Piileviin vaikuttavat virtavesissä tapahtuvat ohimenevät tai jaksottaiset muutokset ravinnepitoisuuksissa (Pan et al. 1996). Ravinteet ovat eliöiden terveydelle olennaisia elementtejä (Arnell 2002). Pohjalevien tärkeimpiin ravinteisiin kuuluvat typpi (N) ja fosfori (P). Kasvua rajoittava ravinne on se, jota esiintyy vähiten suhteessa levien tarvitsemaan määrään (Eloranta et al. 2007). Arktiset ja subarktiset alueet on havaittu usein typpirajoitteisiksi (Walker et al. 2009) ja esimerkiksi Islannissa typpirajoitteisuus voi selittyä fosforin runsaudesta neovulkaanisessa kallioperässä (Ritter 2007). Ilmaston lämpenemisen myötä maatalous lisääntyy Islannissa muiden pohjoisten alueiden tavoin ja ravinnekuormat saattavat kasvaa merkittävästi rehevöittäen virtavesiä (Gudmundsdottir et al. 2011a). Oligotrofisissa ympäristöissä levät reagoivat vähäiseenkin ravinnelisäykseen, mikä näkyy muun muassa lajistomuutoksina ja biomassan kasvuna (Eloranta et al. 2007). Piilevâyhteisö vastaa ravinnepitoisuuksien muutokseen yleensä muutaman päivän tai viikon viiveellä (Eloranta & Kwandrans 1999). Hyvin ravinnepitoisissa eli eutrofisissa virtavesissä esiintyy usein muutama hallitseva levälaji, joka on syrjäyttänyt tieltään useita harvalukuisempia lajeja (Tilman 1982). Kun ravinteet eivät ole rajoittamassa piileviä, ne pystyvät nopeasti kasvattamaan populaatiota lyhyen elinkiertonsa johdosta (Gudmundsdottir et al. 2013) johtaen vesistön rehevöitymiseen.

Lisäksi sähkönjohtavuus on piileviin merkittävästi vaikuttava tekijä (Soininen 2007). Sähkönjohtavuus tarkoittaa epäorgaanisten ionien kokonaismäärää vedessä ja sillä viitataan usein veden suolapitoisuuteen (Schröder et al. 2015). Ravinnepitoisuuksien nousun on osoitettu kasvattavan myös sähkönjohtavuutta virtavesissä (Carpenter & Waite 2000).

Vetyionien pitoisuus vedessä eli pH-taso, kontrolloi muita kemiallisia muuttujia vaikuttaen akvaattiseen eliöstöön (Arnell 2002). Puhtaan veden pH-luku vaihtelee 7,7 läheisyydessä (Arnell 2002). Piilevien lajiston säätelijänä pH on usein osoitettu keskeisimmäksi ympäristötekijäksi virtavesissä (Pan et al. 1996; Soininen 2007). Happamuus voi aiheuttaa vesistöön huomattavia

fysikaalisia ja kemiallisia muutoksia, kuten leväyhteisöön haitallisesti vaikuttavaa myrkyllisten metallien liukenemista (Kingston et al. 1992). Levien rakenteellisissa ja aineenvaihdunnallisissa tekijöissä voi esiintyä muutoksia hyvin happamassa vedessä (Allan 1995). Matala pH-taso saattaa vähentää happamuudelle herkkiä lajeja eri trofiatasoilla ja näin ollen rajoittaa koko ravintoketjua (Locke & Sprules 1994). Happamissa vesistöissä leväyhteisöjen lajirunsaus saattaa olla huomattavasti neutraaleja habitaatteja alhaisempi, kun vain happamuuteen sopeutuneet lajit selviävät (Eloranta et al. 2007). Korkea pH ei aiheuta yhtä haitallisia vaikutuksia piileville, mutta elinolosuhteet voivat heikentyä esimerkiksi epäorgaanisen ammoniumtypen muuttuessa myrkylliseksi ammoniakiksi (Eloranta et al. 2007). Useimmilla piilevälajeilla on kyky selviytyä pH-tason vaihteluista ja ne pystyvät elämään monipuolisissa pH-oloissa (Eloranta et al. 2007).

6. Tutkimusalue



Kuva 6. Purojen näytepisteet (1-45) jakautuen neljälle suuren korkeugradientin alueelle Lounais- ja Keski- (korkein kohta Kerlingarfjöll), Etelä-, (Pakgil), Koillis- (Herðubreið) ja Luoteis-Islandiin (Westfjords). Kerlingarfjöll- ja Herðubreið-vuorten sijainti on merkitty karttaan tarkemmin. Liitteessä 1 on nähtävissä jokaisen näytepisteen lajirunsaudet ja ympäristömuuttujien arvot (ArcGIS 2018).

Tutkimuksen näytteenottopaikkojen sijainnit jakautuivat neljälle alueelle Lounais- ja Keski, Etelä-, Koillis- ja Luoteis-Islandiin (Kuva 6). Tutkimusalueen pohjoisimman näytepisteen koordinaatit olivat $65^{\circ} 53' 20.4''$ N, $22^{\circ} 21' 0''$ W, eteläisimmän $63^{\circ} 25' 15.6''$ N, $19^{\circ} 5' 24''$ W, itäisimmän $65^{\circ} 18' 10.8''$ N, $15^{\circ} 35' 24''$ W ja läntisimmän: $65^{\circ} 48' 46.8''$ N, $22^{\circ} 23' 24''$ W. Seuraavissa kappaleissa tarkastellaan kutakin tutkimussijaintia erikseen ja kappaleiden lopussa esitetään näytteidenkerääjä Jianjun Wangin havaintoja sekä muita maantieteellisiä huomioita.

6.1. Lounais- ja Keski-Islandi

Lounais- ja Keski-Islandista kerättiin näytteet melko laajalta alueelta kattavan korkeusgradientin vaihtelun saamiseksi. Korkeudet vaihtelevat alankoalueen matalasta korkeudesta (25 metriä merenpinnan yläpuolella = m mpy) Kerlingarfjöllin vuorelle (1488 m mpy). Kerlingarfjöll on pääosin basalttisesta kallioperästä ja ryoliittihuipuista koostuva kilpitulivuori, joka sijaitsee

Hofsjökull-jäätikön lounaispuolella Keski-Islannissa, Islannin läntisen keskiselänteen halkeamavyöhykkeellä (Flude et al. 2010). Köppenin ilmastoluokituksen mukaan Lounais-Islannin näytepisteissä esiintyy paikoin leuto ja sateinen ilmasto läpi vuoden (Kottek et al. 2006). Keski-Islannissa vallitsee viileämpi ja kuivempi tundrailmasto (Kottek et al. 2006). Kerlingarföllumin keskimääräinen vuosittainen lämpötila on noin $-0.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ ja vuosittainen keskimääräinen sadanta 615 mm (Skrzypek et al. 2008). Lounais-Islannin alankoalueella kasvillisuutta esiintyi matalina pensaina, niittyinä ja paikoin kasvatettuina puina, kun Keski-Islannin korkeimmilla alueilla kasvillisuus puuttui kokonaan. Varjostusta ei pääosin esiintynyt purojen läheisyydessä. Etenkin Lounais-Islannissa esiintyy muutamia isoja järviä ja lukuisia jokiuomia. Kerlingarföllumin lähiympäristön virtavedet olivat vahvasti jäätiköiden, lumen ja paikoin kuumien lähteiden vaikutusalueella (Kuva 7). Alankoalueella ilmeni jonkin verran harvaa asutusta, mutta sillä ei arvioitu olevan merkittävää vaikutusta virtavesistöihin.

6.2. Etelä-Islanti

Etelä-Islannin alueella korkeudet vaihtelevat rannikon merenpinnan tasolta Þakgilin vuoristoalueeseen, joka ulottuu paikoin yli 550 m mpy. Köppenin ilmastoluokituksen mukaan alue sijoittuu leudon ja jatkuvasti kostean ilmaston alueelle, johon kuuluvat viileät kesät (Kottek et al. 2006). Víkin kylän (Þakgilista noin 20 km etelään) vuosittaiset keskilämpötilat vuosina 1983-2013 vaihtelivat $4,7 - 6,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ välillä (Islannin ilmatieteenlaitos 2018). Vuosittainen keskimääräinen sadanta samalla alueella (vuodet 1983-2013, ei 2011) on 2476 mm (Islannin ilmatieteen laitos 2018). Matalaa niittymäistä kasvillisuutta esiintyi läpi tutkimuspaikkojen. Tutkimuskohteet sijaitsevat laajan Mýrdalsjökull-jäätikön eteläpuolella. Tutkimuspisteiden läheisyydessä sijaitsee myös kaksi isompaa järveä ja useita virtavesiuomia. Jyrkkien korkeuserojen johdosta vesi virtasi paikoin hyvin turbulentina. Víkin asutuskeskittymä ja Þakgilin leirintäalue tuovat ihmistoimintaa alueelle, mutta ei merkittävässä määrin.

6.3. Koillis-Islanti

Herðubreiðin alue sijaitsee Atlantin basalttisella keskiselännevyöhykkeellä Koillis-Islannissa. Koillis-Islannin tutkimusalue kattaa subglasiaalisesti muodostuneen Herðubreiðin vuoren (1677 m mpy) sekä Askjan kalderatulivuoren (1200 m mpy), joiden ympäristö on noin 200-400 m mpy (Camitz et al. 1995; Soosalu & White 2007). Köppenin ilmastoluokitus sijoittaa Koillis-Islannin polaarisen tundrailmaston alueelle (Kottek et al. 2006). Koillis-Islannissa sijaitsevan Reykjavíkin alueen (pohjoisimmista näytepisteistä noin 20 km länteen) vuosittainen keskilämpötila vaihtelee

1,3-3,5 °C välillä (1986-2009, ei 2007) ja vuosittain sataa keskimäärin 463 mm (1986-2016, ei 2007) (Islannin ilmatieteenlaitos 2018). Vuoristossa lämpötilat voivat olla selvästi matalampia. Kasvillisuus koostui harvasta niittypeitteestä ja paikoin esiintyi runsasta kivisyyttä. Askjatulivuoren kalderassa sijaitsee syvä Öskjuvatn-järvi. Virtavesissä oli paikoin havaittavissa vulkaanista kiviainesta ja kivien koot vaihtelivat suuresti. Veden määrä oli hyvin vähäinen muutamissa uomissa.

6.4. Luoteis-Islanti

Westfjords on niemimaa Luoteis-Islannissa ja on tyypillistä maankohoamisaluetta koostuen jyrkistä vuonoista ja basalttisesta kallioperästä (Conway et al. 2010). Alueella korkeudet vaihtelevat merenpinnan tasolta 700 m vuoristohuippuihin (Conway et al. 2010). Köppenin ilmastoluokituksen mukaan alue kuuluu polaarisen tundran ilmastovyöhykkeelle (Kottek et al. 2006). Lämpötilat vaihtelevat -5 ja 10°C välillä ja 30 vuoden sateisuuden keskiarvo on noin 2000 mm/vuosi (Conway et al. 2010). Suuri osa sateesta päätyy maahan lumena (Conway et al. 2010). Westfjordsin mereisyyden huomioon ottaen lumipeite voi esiintyä vaihtelevana ja taipuvaisena sulamaan jopa talvisin (Conway et al. 2010). Rinteissä on havaittavissa runsasta kivisyyttä ja kasvillisuus on melko harvaa: dominoivina kasveina esiintyvät erilaiset heinät, sammalet ja jäkälät (Conway et al. 2010). Alueella esiintyy lukuisia pieniä järviä sekä virtavesiuomia. Vähäisestä kasvillisuudesta johtuen vesi havaittiin näytepaikoilla hyvin kirkkaana paikasta riippuen. Tietyillä näytepaikoilla vesiputoukset nostivat veden virtauksen voimakkuutta. Alueen ihmistoiminta koostuu harvasta asutuksesta ja havaittavissa oli paikoin myös laiduntavia lampaita.



Kuva 7. Ylhäällä: Kivinen virtavesiuoma Luoteis-Islannissa Westfjordsin niemimaalla noin 115 metriä merenpinnan yläpuolella. Alhaalla: Osittain jäätynyt uoma Keski-Islannissa Kerlingarfjöll-tulivuorella noin 866 metriä merenpinnan yläpuolella. Kuvannut Feyan Pan.

7. Tutkimusaineisto ja –menetelmät

7.1. Aineiston keruu

Aineiston on kerännyt Jianjun Wang avustajinaan Qing Liu, Han Xiao ja Feyan Pan. Näytteet kerättiin 6-21.8.2016 välisenä aikana virtavesistä Lounais- ja Keski-, Etelä-, Koillis- sekä Luoteis-Islannista voimakkaan korkeusgradientin alueilta (Kerlingarfjöll, Þakgil, Herðubreið ja Westfjords). Korkeudet vaihtelivat näytepaikoissa 7 – 921 m mpy. Näytteenottopaikkoja oli yhteensä 45, joista Kerlingarföllin ympäristöstä kerättiin 13 näytettä, Þakgilista 9 näytettä, Herðubreiðsta 11 näytettä ja Westfjordsista 12 näytettä. Tutkimuspaikoilla mitattiin veden pH, sähkönjohtavuus, lämpötila, kivikoko, uoman syvyys (Kuva 8), uoman leveys sekä virtausnopeus ja lisäksi otettiin vesinäytteet typen ja fosforin pitoisuuden määrittystä varten. GPS-laitteesta kirjattiin kunkin näytepaikan koordinaatti- ja korkeustiedot. Jokaisesta näytepaikasta kerättiin kymmenen kiveä, joiden pinnalta irrotettiin epäliittisiä piileväsoluja 10 cm² kokoiselta alueelta hammasharjaa käyttäen. Jokivesien piilevien näytteenottoon ja esikäsittelyyn on luotu standardi SFS-EN 13946, jonka mukaan toimittiin tässä tutkimuksessa (Eloranta et al. 2007). Vertailevana aineistona käytettiin Skibotnin ja Kilpisjärven alueelta Pohjois-Norjasta ja Suomesta Liisa Kallajoen ja Tiina Stigzeliuksen keräämiä näytteitä arktis-alpiinisista puroista.



Kuva 8. Lounais- ja Keski-Islannin virtavesiuomia. Vasemmalla: Uoman syvyyttä mitattiin mittakepillä. Oikealla: Uomasta kerättiin kiviä, joiden pinnalta irrotettiin piileviä hammasharjaa käyttäen. Kuvannut Feyan Pan.

7.2. Näytteiden käsittely ja –määrittäminen

Piilevänäytteet sekoitettiin ja kustakin otettiin 10 ml osanäyte sentrifugiputkeen. Näytteisiin lisättiin vetyperoksidia (30%) ennen niiden laittamista kuumaan vesihauteeseen noin 9 tunnin ajaksi ja myös vesihauteessa olon aikana, millä varmistettiin, että orgaaninen aines poistuu näytteistä mahdollisimman hyvin ja helpottaa leväkuorten tunnistusta. Vetyperoksidin poistamiseksi näytteet sentrifugoitiin (2500 rpm, 25 min), jolloin piileväsolut vajosivat pohjasakaksi. Näin ollen vetyperoksidi oli helppo poistaa pipetillä levistä ja tilalle lisättiin tislattua vettä. Tämän jälkeen osanäytteet sekoitettiin ja sentrifugoitiin uudelleen. Vetyperoksidin poistotyö suoritettiin kolme kertaa, jotta aine häviäisi perusteellisesti levänäytteistä. Preparaattilasille asetettiin hieman pestyä näytettä, joka vietiin kuivumaan lämpöuuniin tunnin ajaksi (60 °C). Mikroskopoinnin kannalta optista näkymää parantavaa ainetta, hartsia (Naphrax), tiputettiin näytteeseen ja peitinlasi asetettiin näytteen päälle. Hartsi kiehautettiin keitinlevyllä, jonka jälkeen se kovettui kiinni näytteeseen. Näytteistä valmistettiin kaksi rinnakkaispreparaattia, jotka säilytetään Helsingin yliopiston maantieteen laitoksella.

Piilevänäytteiden määrittäminen, laskeminen ja tulkinta perustuivat standardiin SFS-EN 14407 (Eloranta et al. 2007). Kustakin näytteestä pyrittiin laskemaan yhteensä 500 solua, mutta viidestä näytepaikasta löytyi piileviä vain 15 ja 256 solun väliltä. Kaikki näkökentässä näkyvät piilevät pyrittiin määrittämään lajitasolla mahdollisuuksien mukaan, mutta jos tiettyä piilevää ei onnistuttu määrittämään lajitasolle, tehtiin sukutason tunnistus. Näkökentästä toiseen siirryttiin vertikaalisessa suunnassa. Oli tärkeää varmistaa, etteivät näkökentät osuneet päällekkäin.

Lisäksi näytteidenkerääjät analysoivat vesinäytteistä kokonaistypen ja -fosforin pitoisuudet Kiinan Nanjingissa State Key Laboratory of Lake Science & Environment (engl. State Key Laboratory of Lake Science & Environment). Kyseiset pitoisuudet määritettiin peroksidisulfaatin hapetus- ja spektrofotometrisellä metodilla (Wang et al. 2011).

7.3. Aineiston esikäsittely

Paikalliset ympäristömuuttujat ja lajiaineisto koottiin omiin Microsoft Office-ohjelman Excel- taulukoihin. Lajimatriisissa tutkimuspaikat laitettiin riveille ja lajit sarakkeisiin. Lajien suhteelliset yksilörunsaudet kustakin näytepaikasta merkattiin taulukkoon ja lisäksi jokaisesta näytepaikasta laskettiin lajimäärä. Myös lajien prosentuaaliset osuudet eri näytepaikoissa laskettiin

vertailuaineiston sisältävää analyysiä varten, sillä pääkohteeseen ja vertailuaineistoon laskettiin eri määrä piileväsoluja. Kaikkiin tilastollisiin analyyseihin käytettiin R-tilasto-ohjelmaa. Aineiston analysoinnin aluksi tarkasteltiin muuttujien jakautumia ja keskinäisiä korrelaatioita. Selittävien muuttujien keskinäisten yhteyksien tarkasteluun käytettiin Spearmanin järjestyskorrelaatiokerrointa, joka sopii normaalijakaumasta poikkeavien muuttujien väliseen korrelaation esittämiseen (Artusi et al. 2002). Jos kaksi selittävää muuttujaa on vahvasti korreloituneita keskenään (multikollinearisuus) (yli $\pm 0,7$), toista muuttujista ei ole tarvetta ottaa mukaan analyyseihin, sillä muuttujat selittävät samaa ilmiötä. Tämän tutkimuksen muuttujat eivät kuitenkaan ylittäneet tätä raja-arvoa, joten poistoja ei tehty.

7.4. Tilastolliset analyysit

Ympäristömuuttujien vaikutusta lajirunsauden vaihtelussa tarkasteltiin Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimella ja hajontakuvioiden sekä yleistettyjen lineaaristen mallien (Generalized linear model = GLM) avulla. Yleistetyt lineaariset mallit muistuttavat lineaarisia malleja, mutta niiden joustavuus mahdollistaa virhejakauman esiintymisen myös epänormaalisena (Poisson, binominen tai gamma) (Guisan et al. 2002). Yleistettyjen lineaaristen mallien rakenne perustuu linkkifunktioon, joka ilmentää vastemuuttujan keskiarvon ja selittävien muuttujien lineaarisen yhdistelmän suhdetta (Guisan et al. 2002). Linkkifunktion avulla lineaarisen ennusteen voi muokata näennäisen epälineaariseksi (Oksanen 2003). Ensimmäiseen GLM-malliin sisällytettiin kaikkien selittävien muuttujien lineaaristen termien ohella myös toisen asteen termit yksihuippuisten suhteiden selvittämiseksi. Mallista tiputettiin ei-merkitseviä termejä pois takaapäin poistavalla menetelmällä ja valittiin paras malli perustuen AIC-arvoon (AIC = Akaike's information criterion), jonka matalin arvo ilmentää onnistuneinta lopputulosta (Pinsky et al. 2013). GLM-mallin tilastollisia merkitsevyyksiä tarkasteltiin F-testin avulla. Tutkimuksessa käytettiin Poisson-jakaumaa, sillä vastemuuttujat ilmensivät positiivisia kokonaislukuja ilman ehdotonta maksimia (Oksanen 2003).

Redundanssianalyysillä (Redundancy analysis = RDA) havainnollistettiin lajistoa sisällytettynä ympäristömuuttujiin. Redundanssianalyysi on yksi kanonisista eli rajoitetuista ordinaatioanalyyseistä, jota pidetään suosittuna ekologisen tutkimuksen keskuudessa ja käytetään kuvaamaan selittävien muuttujien ja vastemuuttujien välistä suhdetta (Makarencov & Legendre 2002). RDA-analyysillä voidaan mitata lajiston vaihtelun määrä, joka selitetään joukolla ympäristötekijöitä (Borcard et al. 1992). RDA-analyysi soveltuu parhaiten aineistoihin, joissa gradientti esiintyy melko lyhyenä ja nollahavainnot puuttuvat (Legendre & Gallagher 2001).

Aineistoa voidaan kuitenkin muuntaa mahdollistaen pidemmän gradientin aineiston kuvaamisen, kuten Hellinger-muunnoksella (Legendre & Gallagher 2001), joka tehtiin tämän tutkimuksen lajiaineistolle. Jotta ympäristöaineisto ilmentäisi paremmin normaalisti jakautunutta aineistoa, tehtiin muille kuin pH-arvoille kymmenkantainen logaritimuunnos. Ordinaatiokuvaajassa kaksi toisiaan lähellä sijaitsevaa lajia esiintyvät samankaltaisissa olosuhteissa (ter Braak & Prentice 1988). Ympäristömuuttujat esiintyvät RDA-kuvaajassa nuolina: mitä suurempi on nuolen pituus, sitä voimakkaammin kyseinen ympäristömuuttuja selittää lajiston vaihtelua (ter Braak & Prentice 1988). Mitä samankaltaisempi on nuolen suunta, sitä suurempi korrelaatio esiintyy ympäristömuuttujien välillä (ter Braak & Prentice 1988).

Ei-parametrinen moniulotteista skaalausta (Non-Metric Multidimensional Scaling =NMDS) käytettiin tarkastelemaan kuinka Islannin lajisto eroaa Pohjois-Suomen ja Norjan lajistosta. NMDS-analyysiä käytetään yleisesti ordinaatiomenetelmänä yhteisöstruktuurin kuvaamiseen ja ekologien gradienttien tunnistukseen (Quinn & Keough 2002). NMDS tarkastelee lajiyhteisöjen eroavaisuuksia ei-lineaarisesti ordinaatiotilassa ja sopii laajasti vaihtelevaan aineistoon (Oksanen 2015). NMDS asettaa pisteet ei-lineaarisesti ordinaatiokuvaajaan (Oksanen 2015) ja pisteiden välimatka toisiinsa kuvastaa niiden samankaltaisuutta tai erilaisuutta. Analyysin tekoa varten on määritettävä ulottuvuuksien määrä, johon voi käyttää apuna stressiarvoa, joka ilmentää ulottuvuuksien kykyä selittää analyysin kohdetta. Tässä analyysissä on käytetty kaksiulotteista kuvaajaa tulosten selkeän esitettävyyden kannalta. Etäisyysmittana käytettiin Brayn indeksiä, joka soveltuu hyvin lajien runsauksia käsittelevään aineistoon (Oh et al. 2012).

Ympäristömuuttujien eroja pää- ja vertailuaineiston välillä selvitettiin pääkomponenttianalyysillä (Principal component analysis = PCA). Pääkomponenttianalyysi vähentää aineiston ulottuvuuksia sisältäen laajan määrän toisiinsa kytkeytyviä muuttujia, mutta säilyttää mahdollisimman hyvin aineistossa esiintyvän vaihtelun (Jolliffe 2002). Tämä saavutetaan luomalla muuttujista ei-korreloivat pääkomponentit, jotka ovat järjestäytyneet niin, että ensimmäiset kaksi pääkomponenttia säilyttävät suurimman osan vaihtelusta, joka on esillä kaikissa alkuperäisissä muuttujissa (Jolliffe 2002). PCA-kuvaajassa näytepaikat näkyvät projektiopisteinä ja ympäristömuuttujat nuolina. Muuttujan arvo on suurempi nuolen osoittamaan suuntaan mennessä, pienempi päinvastaisessa suunnassa. Ympäristömuuttujille (muille kuin pH:lle) tehtiin kymmenkantainen logaritimuunnos myös tähän analyysiin. Kokonaisfosforia ei otettu mukaan analyysiin vertailuaineiston puutteellisten arvojen vuoksi.

Lajistojen ja ympäristömuuttujien eroavaisuuksia pää- ja vertailuaineiston välillä testattiin similariteettianalyysillä (Analysis of similarities = ANOSIM). Similariteettianalyysiä käytetään laajasti testaamaan spatiaalisia eroja ja ajallisia muutoksia yhteisöissä ja etenkin ympäristövaikutusten havaitsemiseen (Chapman & Underwood 1999). Analyysi tuottaa tunnusluvun R, joka saa arvoja väliltä -1 ja 1, luvun 0 edustaessa nollahypoteesia eli satunnaista ryhmittymistä (Clarke 1993). Tyypillisesti R asettuu lukujen 0 ja 1 välille ja mitä suurempi on arvo, sitä suurempia ovat erot kohteiden välillä (Clarke 1993). Negatiiviset arvot merkitsisivät suurempaa eroavaisuutta kohteiden sisällä kuin kohteiden välillä (Clarke 1993).

8. Tulokset

8.1. Selittävät muuttujat

Selittävinä muuttujina tutkimuksessa käytettiin korkeutta, veden pH:ta, sähkönjohtavuutta, veden lämpötilaa, kivikokoa, uoman syvyyttä sekä leveyttä, virtausnopeutta sekä kokonaistypen ja – fosforin pitoisuuksia (Taulukko 1). Korkeusgradientti vaihteli 7 ja 921 m mpy välillä keskiarvon ollessa 307 m mpy. Veden pH-arvot vaihtelivat happamasta emäksiseen ja keskimäärin vesi oli lievästi emäksistä. Sähkönjohtavuuden arvojen perusteella puroissa esiintyi pääosin melko pientä suolapitoisuutta. Purojen vesien lämpötilat vaihtelivat kylmästä viileään. Kivien keskimääräinen koko oli 844,6 cm³. Uomien syvyydet ilmenivät matalina, vaihdellen 6,6 ja 33,6 cm välillä. Uomien leveyksissä esiintyi suurta hajontaa, leveyden ollessa keskimäärin 12,7 m. Veden virtausnopeus oli paikoin suuri (yli 1 m/s), mutta pääosin keskimääräinen tai matala. Typpi- ja fosforipitoisuuksien perusteella vesistöt vaihtelivat karuista näytepaikoista reheviin.

Taulukko 1. Selittävien ympäristömuuttujien keskiarvot ja vaihteluvälit.

Keskiarvot ja vaihteluvälit

Korkeus (m mpy)	307,0 (7,0-921,0)
pH	8,5 (5,7-9,9)
Sähkönjohtavuus (µS/cm)	99,8 (21,7-609,0)
Lämpötila (°C)	11,5 (2,6-17,7)
Kivikoko (cm ³)	844,6 (64,0-6424,5)
Syvyys (cm)	16,8 (6,6-33,6)
Leveys (m)	12,7 (1,0-54,0)
Virtausnopeus (m/s)	0,9 (0,1-2,0)
Kok.typpi (µg/l)	467,2 (36,0-1406,0)
Kok.fosfori (µg/l)	45,1 (17,0-124,0)

Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimen kautta tarkasteltiin ympäristömuuttujien välisiä riippuvuuksia. Muuttujien välillä ei esiintynyt korkeita riippuvuuksia, joten kaikki muuttujat voitiin pitää mukana tarkastelussa (Taulukko 2). Uoman syvyyden ja leveyden välillä ilmeni positiivinen korrelaatio, joka oli myös tilastollisesti erittäin merkitsevä ($r_s = 0,55$, $p < 0,001$). Toinen tilastollisesti erittäin merkitsevä positiivinen korrelaatio löytyi uoman syvyyden ja virtausnopeuden väliltä ($r_s = 0,66$, $p < 0,001$). Lisäksi oli havaittavissa 10 vähintään $p < 0,05$ tasolla merkitsevää korrelaatiota muuttujien välillä.

*Taulukko 2. Ympäristömuuttujien Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimet ja tilastolliset merkitsevyydet p-arvojen mukaan: - ei merkitsevä, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$. Korostettuna korrelaatiot, jotka ovat merkitseviä vähintään tasolla $p < 0,01$.*

	korkeus	pH	sähk.joht.	lämpötila	kivikoko	syvyys	leveys	v.nopeus	kok.typpi	kok.fosfori
korkeus	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-
pH	-0,01	-	-	-	-	-	**	-	-	*
sähk.joht.	-0,02	0,14	-	-	-	-	-	-	-	*
lämpötila	-0,13	-0,05	-0,12	-	-	-	-	-	-	**
kivikoko	0,02	-0,08	-0,16	-0,01	-	*	**	**	-	-
syvyys	-0,33	0,26	-0,06	-0,0003	0,29	-	***	***	-	-
leveys	-0,24	0,44	0,06	0,009	0,42	0,55	-	**	-	-
v.nopeus	-0,19	-0,0003	-0,22	-0,11	0,44	0,66	0,44	-	-	-
kok.typpi	0,008	-0,04	0,21	-0,09	-0,02	0,001	-0,1	0,1	-	*
kok.fosf.	0,002	0,32	0,36	-0,46	-0,07	0,28	0,27	0,15	0,36	-

8.2. Vastemuuttujat

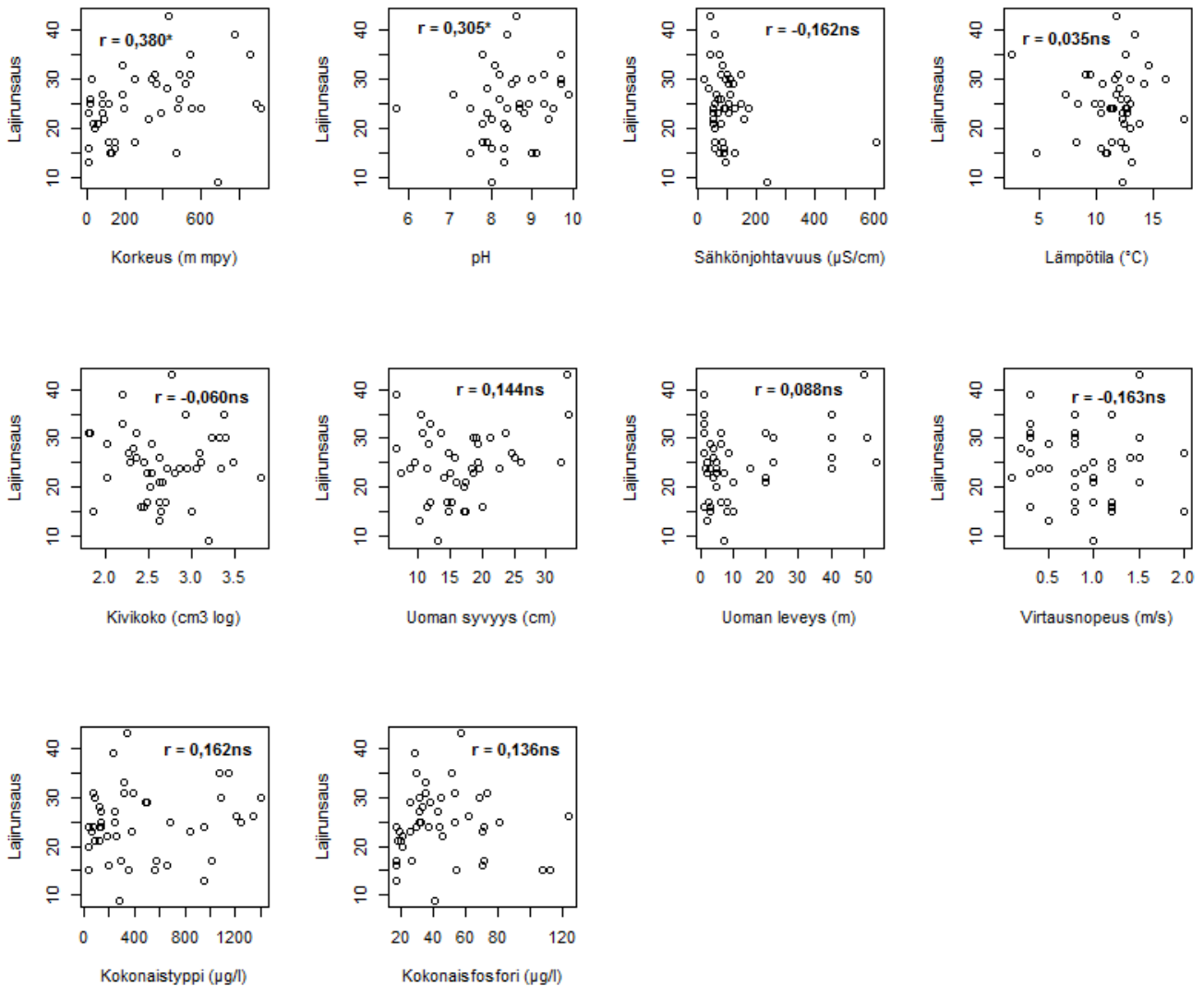
Vastemuuttujana tutkimuksessa käytettiin piilevien lajirunsautta ja lajistorakennetta. Yhteensä kaikista näytepaikoista löytyi 125 lajia, joista 10 määritettiin tunnistettavuuden epävarmuuden vuoksi sukutasolle. Kerlingarfjöllin ympäristössä lajirunsaus oli pienimmillään 9 ja suurimmillaan 43. Þakgilissa kyseiset luvut olivat 15 ja 33. Herðubreiðssa lajirunsaus vaihteli 15 ja 39 lajin välillä, kun taas Westfjordsissa 13 ja 28 lajin välillä. Tutkimusalueella runsaimpina havaitut lajit kaikista piileväsoluista olivat *Fragilaria arcus* (10,6 % kaikista soluista), *Tabellaria flocculosa* (10,2 %), *Fragilaria ulna* (9,8 %), *Fragilaria capucina* (8,3 %), *Gomphonema minutum* (6,4 %), *Achnanthes lanceolata* (5,0 %), *Cocconeis placentula* (4,5 %), *Epithemia turgida* (4,5 %), *Meridion circulare*

(4,4 %), *Cymbella silesiaca* (4,2 %), *Diatoma mesodon* (2,8 %), *Achnanthes minutissima* (2,6 %), *Nitzschia liebetruthii* (2,3 %), *Navicula radiosa* (1,9 %), *Navicula menisculus* (1,9 %), *Nitzschia inconspicua* (1,8 %), *Nitzschia perminuta* (1,8 %), *Achnanthes subatomoides* (1,5 %), *Nitzschia palea* (1,4 %).

8.3. Lajirunsauden suhde ympäristömuuttujiin

Lajirunsautta tarkasteltiin suhteessa selittäviin ympäristömuuttujiin hajontakuvioiden ja Spearmanin korrelaatiokertoimen avulla (Kuva 9). Lajirunsauden ja korkeuden ($r_s = 0,380$) sekä lajirunsauden ja pH:n ($r_s = 0,305$) välillä ilmeni tilastollisesti merkitsevä korrelaatio, joskaan riippuvuudet eivät olleet suuria minkään muuttujan kohdalla. Muuttujien ja lajirunsauden välillä esiintyvät korrelaatiot olivat positiivisia, lukuun ottamatta sähkönjohtavuutta, kivien kokoa ja virtausnopeutta.

Lajirunsauden suhde korkeuteen ja pH-arvoihin on korrelaation perusteella positiivinen, mutta suurimmat lajirunsausmäärät löytyvät kummastakin melko keskeltä gradientteja muistuttaen lievästi yksihuippuista mallia.



Kuva 9. Lajirunsauden ja ympäristömuuttujien välinen suhde hajontakuvioin. Hajontakuvioissa Spearmanin korrelaatiokerroin (r_s) ja sen tilastollinen merkitsevyys: ei-merkittävä (ns), $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**), $p < 0,001$ (***). Kivikoolle on tehty logaritmuunnos.

8.3.1. Yleistetyt lineaariset mallit (GLM)

Yleistettyjen lineaaristen mallien avulla tarkasteltiin monimuuttujaisesti lajirunsauden vaihtelua selittävinä tekijöinä ympäristömuuttujat. Selittävinä muuttujina täydessä mallissa käytettiin korkeutta, pH:ta, sähkönjohtavuutta, lämpötilaa, kivikokoa, uoman syvyyttä ja leveyttä, virtausnopeutta sekä tyyppi- ja fosforipitoisuuksia. Täyteen malliin sisältyi kaikkien selittävien muuttujien lineaariset ja toisen asteen termit. Mallin selitysaste oli 65,1 % ja AIC-arvo 298,43. Täydestä mallista poistettiin termejä askeltavan poiston avulla ja paras malli valittiin alimman AIC-arvon perusteella. Parhaaseen malliin selittäviksi tekijöiksi jäivät korkeus, pH, sähkönjohtavuus, uoman syvyys ja virtausnopeus (Taulukko 3). Malli selitti lajirunsauden vaihtelua 56,3 % ja AIC-arvoksi saatiin 280,32. Korkeuden, pH:n ja syvyyden suhde lajirunsauteen oli positiivinen ja

lineaarinen. Sähkönjohtavuuden ja virtausnopeuden lineaariset ja toisen asteen termit olivat mukana mallissa, joten niiden suhde lajirunsauteen oli käyräviivainen. Virtausnopeuden lineaarinen termi oli merkitsevin lajirunsauteen vaikuttava tekijä (Taulukko 4).

Taulukko 3. Yleistetyillä lineaarisilla malleilla lasketun mallin selittävät muuttujat, kertoimet ja keskivirheet.

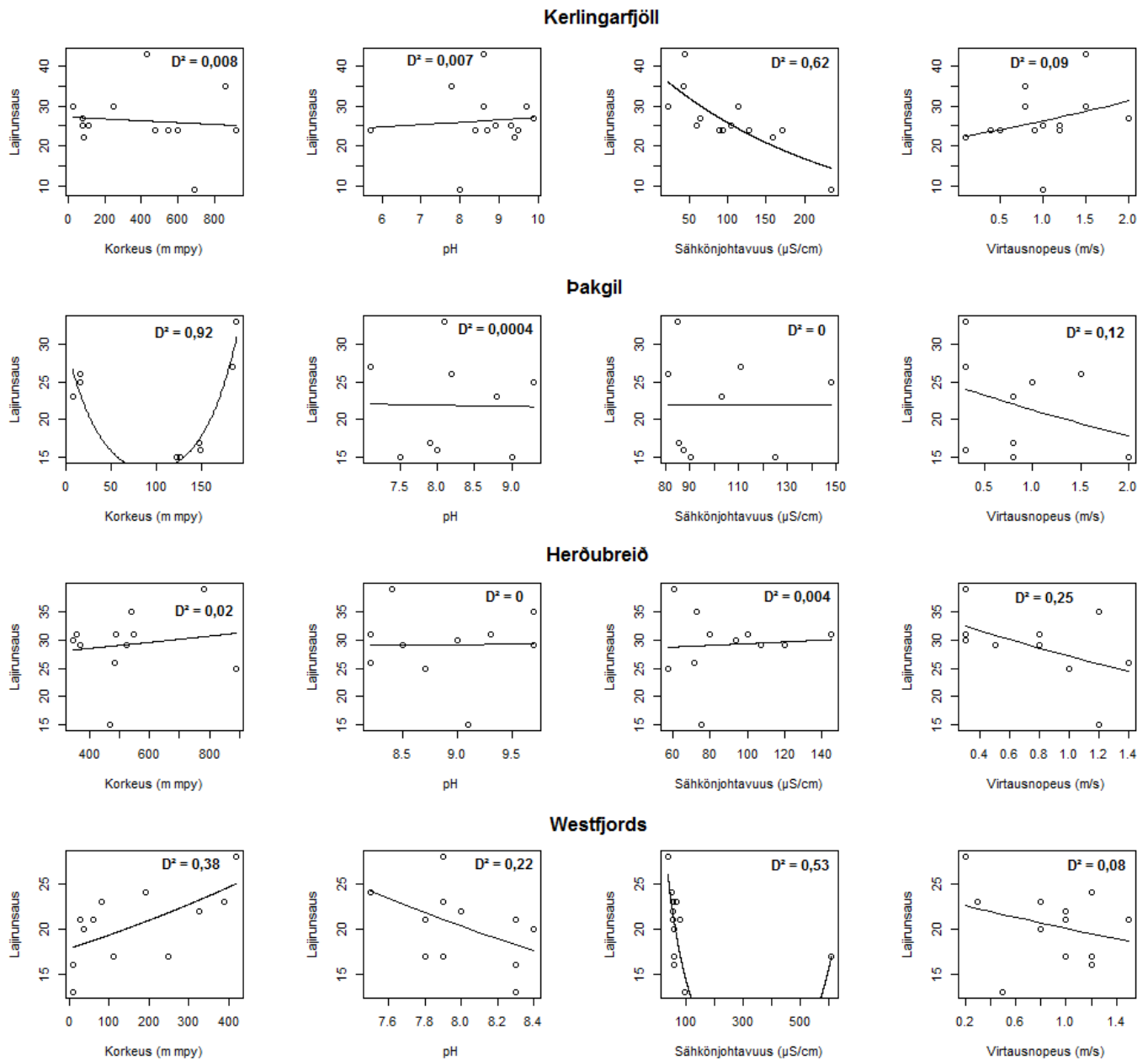
	Kerroin	Keskivirhe
Vakiotermi	2,998	0,3722
Korkeus	0,0005	0,0001
pH	0,0402	0,0408
Sähkönjohtavuus	-0,0040	0,0012
Sähkönjohtavuus ²	0,00001	0,000002
Uoman syvyys	0,0285	0,0061
Virtausnopeus	-0,9063	0,2590
Virtausnopeus ²	0,2984	0,1224

*Taulukko 4. Yleistetyillä lineaarisilla malleilla lasketun mallin hajonta ja F-testillä saadut tilastolliset merkitsevyydet, jotka nähdään p-arvoista. * p<0,05, ** p<0,01, *** p<0,001.*

	Hajonta	Vapausasteet	Residuaalien hajonta	F	Pr(>F)
Korkeus	10,5374	43	79,252	10,5374	0,0012 **
pH	7,4385	42	71,813	7,4385	0,0064 **
Sähkönjohtavuus	5,6120	41	66,201	5,6120	0,0178 *
Sähkönjohtavuus ²	3,0929	40	63,108	3,0929	0,0786
Uoman syvyys	5,8093	39	57,299	5,8093	0,0159 *
Virtausnopeus	12,3282	38	44,971	12,3282	0,0004 ***
Virtausnopeus ²	5,7763	37	39,195	5,7763	0,0162 *

Parhaaseen lajirunsautta selittävään GLM-malliin sisältyneistä muuttujista korkeutta, pH:ta, sähkönjohtavuutta ja virtausnopeutta tarkasteltiin kutakin erikseen yleistettyjen lineaaristen mallien avulla jokaisessa neljässä tutkimuskohteessa (Kerlingarfjöll, Þakgil, Herðubreið ja Westfjords, yhteensä 16 GLM-mallia) ja näitä havainnollistettiin hajontakuvin (Kuva 10). GLM-malleihin sisältyi lineaaristen termien ohella toisen asteen termit yksihuippuisten suhteiden selvittämiseksi. Toisen asteen termi tiputettiin pois mallista, jos malli sai paremman AIC-arvon pelkällä lineaarisella termillä. Muuttujien tilastolliset merkitsevyydet selvitettiin F-testillä. Korkeus selitti lajirunsautta tilastollisesti merkitsevästi ($p < 0,05$) vain Þakgilissa u-mallisena suhteena, lajirunsauden ollessa pienin keskikorkeuksilla. Toisen asteen termin mukanaolo paransi mallin AIC-arvoa (51,299) ja selitysasteeksi tuli 92 %. Veden pH:n ja virtausnopeuden yhteys

lajirunsauteen ei ollut tilastollisesti merkitsevää missään tutkimuspurossa. Sähkönjohtavuus selitti lajirunsautea tilastollisesti merkitsevästi Kerlingarfjöllissä ja Westfjordsissa. Ensimmäisessä suhde ilmeni lineaarisena ja negatiivisena (AIC-arvo 81,068 ja selitysaste 62 %) ja jälkimmäisessä u-mallisena (AIC-arvo 68,457 ja selitysaste 53 %).



Kuva 10. Yleistetyillä lineaarisilla malleilla laskettujen mallien hajontakuviot korkeuden, pH:n, sähkönjohtavuuden ja virtausnopeuden suhteista lajirunsauteen kussakin tutkimuskohteessa. Yleistetyillä lineaarisilla malleilla tehtyjä malleja oli yhteensä 16. Kuvien yläreunaan on merkattu mallien selitysaste.

8.4. Piilevälajiston suhde ympäristömuuttujiin

8.4.1. Redundanssianalyysi (RDA)

Redundanssianalyysin perusteella ympäristötekijät selittivät lajiston vaihtelusta 39,1 %.

Ensimmäisen akselin osuus selitetystä vaihtelusta oli 40,5 % ja toisen akselin 15,5 % (Taulukko 5).

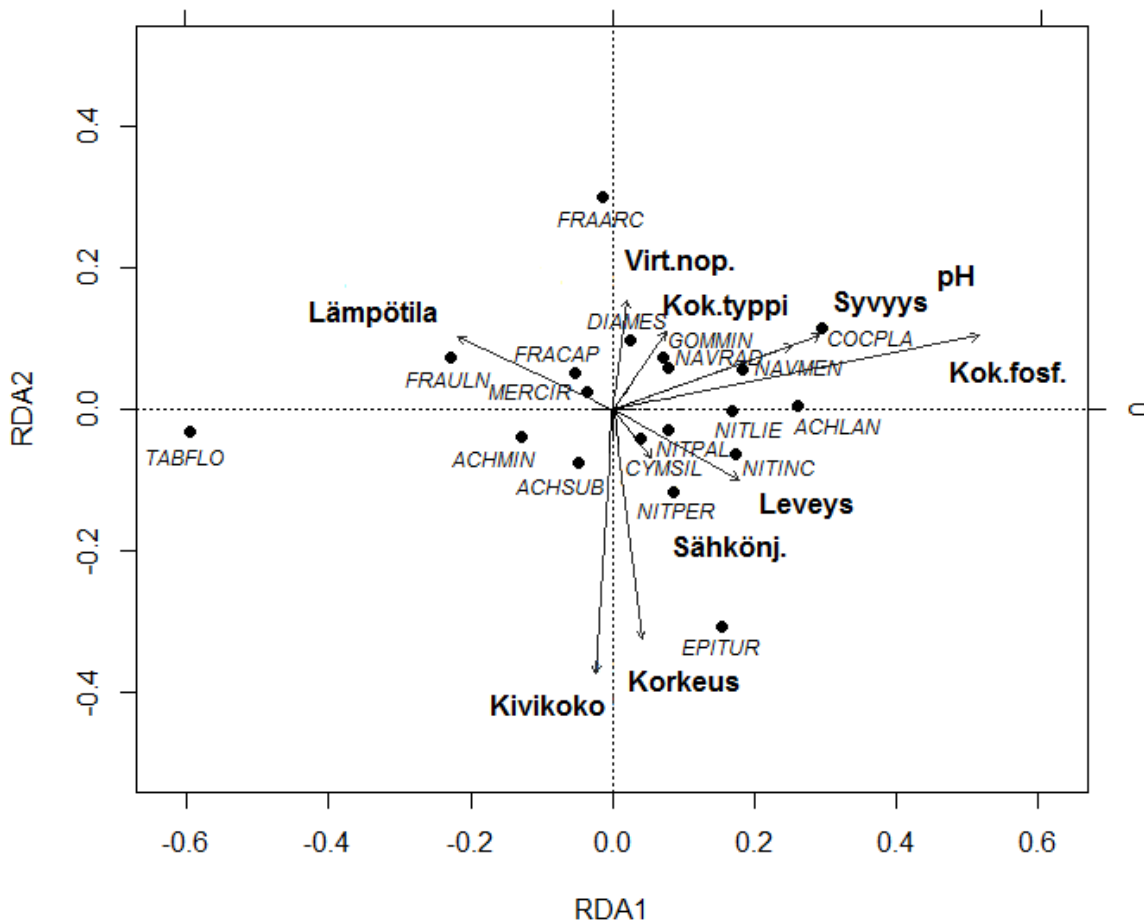
Yhteensä näiden akselien osuus selitetystä vaihtelusta oli 56 %.

Taulukko 5. Redundanssianalyysin tulokset ympäristömuuttujien vaikutuksesta lajiston vaihteluun ja permutaatiotestillä lasketut tilastolliset merkitsevyydet ($p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$).*

	Akseli 1	Akseli 2	p-arvo
Ominaisarvo	0,088	0,034	
Selitetty osuus	0,405	0,155	
Pistearvot			
Korkeus	0,068	-0,537	*
Sähkönjohtavuus	0,091	-0,113	
Lämpötila	-0,362	0,167	**
Uoman syvyys	0,419	0,149	***
Uoman leveys	0,294	-0,164	
Virtausnopeus	0,033	0,256	***
Kokonaistyyppi	0,125	0,182	
Kokonaisfosfori	0,855	0,172	***
pH	0,484	0,173	*
Kivikoko	-0,039	-0,619	*

Ensimmäisellä akselilla lajisto ilmensi voimakkainta suhdetta kokonaisfosforin, pH:n, uoman syvyyden sekä lämpötilan kanssa, joka erotti korkeat arvot kuvaajassa akselin oikealle puolelle (Kuva 11). Lämpötila korreloi näiden muuttujien kanssa negatiivisesti. Toisella akselilla korkeus ja kivikoko vaikuttivat merkittävimmin lajistoon. Myös virtausnopeudella oli jonkin verran vaikutusta. Korkeus ja kivikoko kasvoivat voimakkaasti kuvaajan alaosaan mentäessä, kun taas virtausnopeus kasvoi päinvastaisessa suunnassa. *Nitzschia*-suvun edustajat suosivat kuvaajan mukaan muita sukuja enemmän korkeaa sähkönjohtavuutta. *Achnanthes*-suku esiintyi eniten matalassa, happamassa ja vähäravinteisessä vedessä. *Navicula*-suku esiintyi puolestaan pääasiassa ravinteikkaammassa ja emäksisemmässä ympäristössä. Valtaosa lajeista näytti sijoittuneen lähelle toisiaan. *Tabellaria flocculosa* oli kuitenkin sijoittunut erilleen muista ja ilmensi uomasyvyydeltään matalaa, vähäfosforista ja hapanta ympäristöä. Myös *Epithemia turgida* suosi muita lajeja enemmän

korkealla olevaa elinympäristöä, toisin kuin *Fragilaria arcus*, jolle korkea virtausnopeus oli merkittävä tekijä. *Cocconeis placentula* ilmensi selkeästi korkeita pH-arvoja.



Kuva 11. Redundanssianalyysin ordinaatiokuvaaja havainnollistaa ympäristömuuttujien merkittävyyttä lajiston vaihtelulle. Kuvaajassa on esitetty 19 runsainta piilevälajia. Lyhenteiden selitykset on merkattu liitteeseen 2.

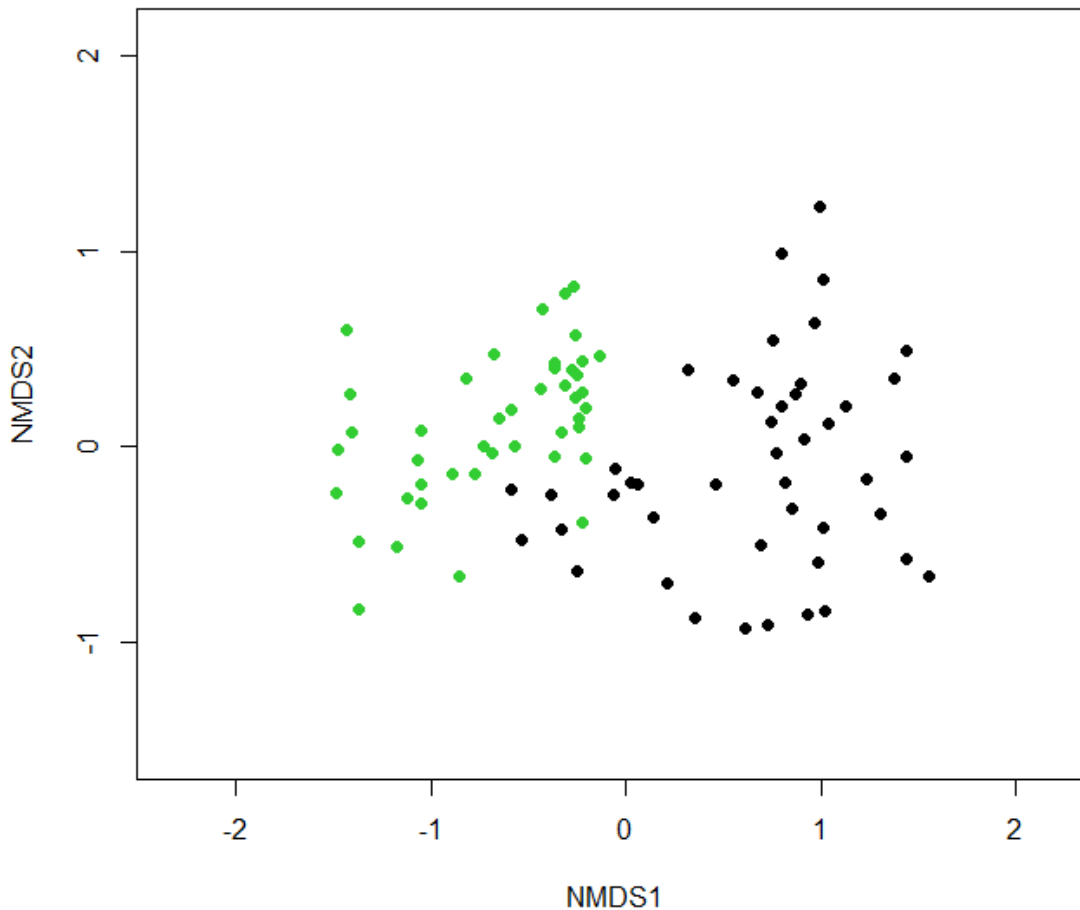
8.5. Piilevien ja ympäristöolojen erot Islannin ja Pohjois-Fennoskandian välillä

Islannin paikalliset lajimäärät olivat pienimmillään 9 ja suurimmillaan 43 lajia, ollen keskimäärin noin 25 lajia näytepaikkaa kohden. Pohjois-Fennoskandiassa lajimäärät vaihtelivat 3 ja 36 lajin välillä ja keskiarvo oli noin 26 lajia. Tässä tutkimuksessa soluja on kerätty suurimmaksi osaksi 500 solua näytepaikkaa kohden, kun Fennoskandiassa luku oli 300.

8.5.1. Ei-parametrinen moniulotteinen skaalaus (NMDS), pääkomponentti- (PCA) ja similariteettianalyysi (ANOSIM)

Lajien runsausaineistojen perusteella lajiston eroavaisuuksia Islannin sekä Pohjois-Norjan ja

Suomen välillä tarkasteltiin ei-metrisen moniulotteisen skaalauksen avulla. NMDS-analyysi esitettiin kaksiulotteisena (stressiarvo 0,16). NMDS-kuvaajan perusteella Islannin lajisto pääosin erosi Pohjois-Suomen ja Norjan lajistosta (Kuva 12), sillä pisteet olivat sijoittuneet Islannin näytepaikoissa kuvaajan oikealle puolelle ja vertailuaineistossa vasemmalle.



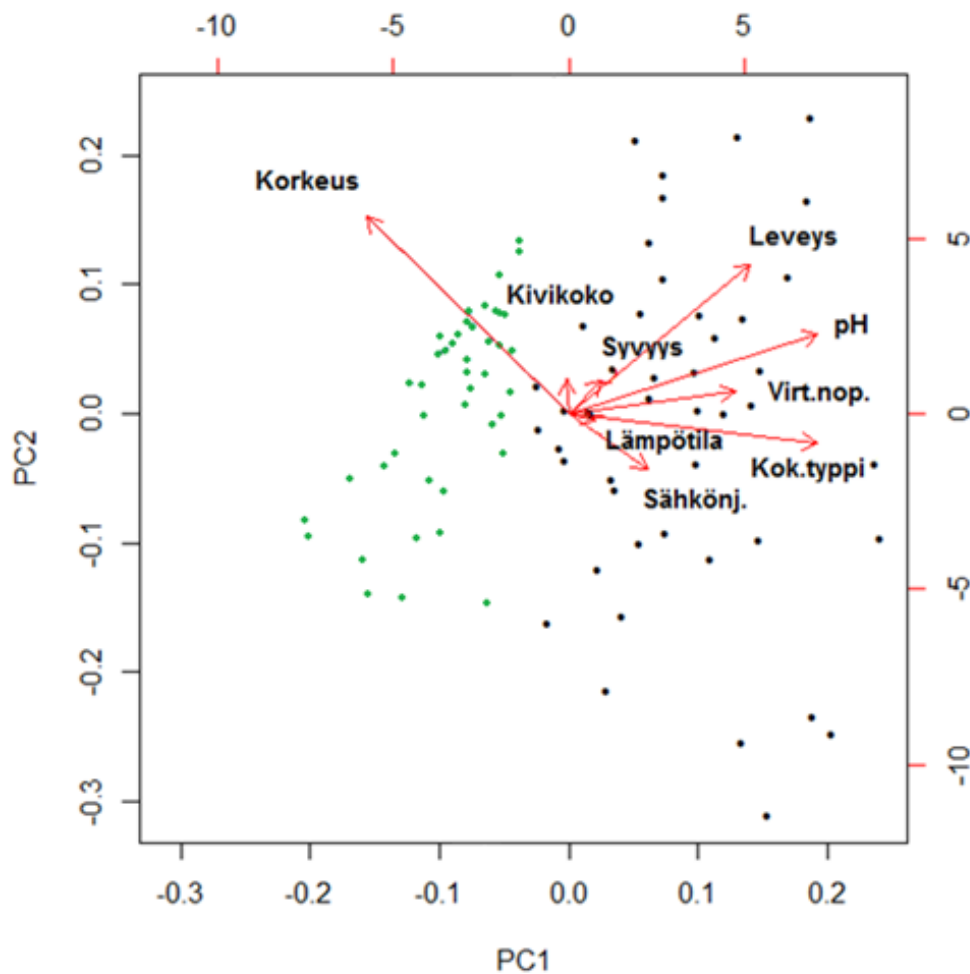
Kuva 12. Ei-metrisen moniulotteisen skaalauksen tulokset kuvaajassa Islannin sekä Pohjois-Suomen ja Norjan näytepaikkojen lajistojen eroista. Islannin näytepaikat on merkattu kuvaan mustilla ja vertailuaineisto vihreillä ympyröillä.

Pääkomponenttianalyysillä havainnollistettiin ympäristötekijöitä pää- ja vertailuaineiston välillä. Ensimmäinen pääkomponentti selitti 48,5 % ja toinen pääkomponentti 15,5 % aineiston hajonnasta (Taulukko 6). Korkeus merenpinnasta, kokonaistyyppi ja pH ensimmäisellä akselilla sekä korkeus ja uoman leveys toisella akselilla erosivat eniten aineistojen välillä. Vertailuaineistossa esiintyi suuremmat korkeudet merenpinnasta kuin pääaineistossa (Kuva 13). Kivikoko ja uoman syvyys esiintyivät melko samoilla arvoilla kummallakin alueella, kun taas muiden muuttujien arvot nousivat suuremmiksi Islannissa kuin Pohjois-Fennoskandiassa. Vertailuaineiston erästä näytepaikasta puuttui sähkönjohtavuuden arvo, joka korvattiin alueen kyseisen muuttujan keskiarvolla.

Taulukko 6. Pääkomponenttianalyysin tulokset ympäristömuuttujien eroista pää- ja vertailuaineiston välillä.

	Akseli 1	Akseli 2
Ominaisarvo	3,312	1,056
Selitetty osuus	0,485	0,155
Muuttuja (rotation)		
Korkeus	-0,420	0,721
Sähkönjohtavuus	0,162	-0,205
Lämpötila	0,054	-0,027
Uoman syvyys	0,066	0,122
Uoman leveys	0,376	0,549
Virtausnopeus	0,346	0,080
Kokonaistyyppi	0,513	-0,108
pH	0,515	0,294
Kivikoko	-0,007	0,128

Similariteettianalyysin perusteella lajistot erosivat selvästi enemmän toisistaan Islannin ja Pohjois-Fennoskandian välillä kuin paikkojen sisällä ($R = 0,5739$, $p = 0,001$). Myös ympäristömuuttujat erosivat merkitsevästi toisistaan alueiden välillä ($R = 0,4026$, $p = 0,001$), mutta lajiston erot olivat hieman vahvemmat.



Kuva 13. Pääkomponenttianalyysin kuvaaja Islannin sekä Pohjois-Suomen ja Norjan ympäristömuuttujien eroista. Islannin näytepaikat on merkattu kuvaan mustilla ja vertailuaineisto vihreillä ympyröillä.

9. Tulosten tarkastelu

9.1. Tutkimuspurojen kemialliset ominaisuudet

Etenkin veden vesikemialla on todettu olevan olennainen vaikutus piilevälajistoon (Soininen 2007). Näin ollen tutkimuspurojen kemiallisia ominaisuuksia on hyvä tarkastella yksityiskohtaisemmin. Veden pH ja sähkönjohtavuus kuuluvat veden kemiallisiin ominaisuuksiin, joilla esiintyy tyypillisesti vahvin yhteys virtavesien piileväyhteisöihin (Soininen et al. 2004; Tang et al. 2013). Tutkimuspurojen pH-arvot vaihtelivat melko laajasti 5,7 ja 9,9 välillä, ollen keskimäärin lievästi emäksisiä (8,5). Gudmundsdottir et al. (2011b) havaitsivat Islannin subarktisten virtavesien pH:n keskiarvon olevan hieman matalampi (8,1). Pohjois-Suomen ja -Norjan arktis-alpiinisissa virtavesissä pH-lukemat vaihtelivat 5,0 ja 7,8 välillä, jääden myös hieman tämän tutkimuksen

arvoista (Teittinen et al. 2016). Korkeampi emäksisyys johtaa veden parempaan puskurointikykyyn happoja vastaan. Sähkönjohtavuuden arvot vaihtelivat 21,7 ja 609,0 $\mu\text{S}/\text{cm}$ välillä, mutta keskiarvo oli kuitenkin suhteellisen matala (99,8 $\mu\text{S}/\text{cm}$). Näin ollen puroissa esiintyi melko pientä suolapitoisuutta, mikä näyttää olevan yleinen ilmiö pohjoisilla alueilla, jossa ihmistoimintaa esiintyy vähemmän. Teittinen et al. (2016) tutkimuksessa sähkönjohtavuuden arvojen vaihteluväli oli 17-154 $\mu\text{S cm}$, kun taas Islannin subarktisisissa virtavesissä hieman korkeampi (96-497 $\mu\text{S}/\text{cm}$) (Gudmundsdottir et al. 2012). Westfjordsin yksi kohde erosi muista korkealla sähkönjohtavuudella arvollaan (609,0 $\mu\text{S}/\text{cm}$), joka saattaa johtua myös näytepaikan suuresta typpipitoisuudesta (1013 $\mu\text{g}/\text{l}$), sillä esimerkiksi suuremman ravinnepitoisuuden on havaittu nostavan sähkönjohtavuutta (Carpenter & Waite 2000).

Ravinnepitoisuuksilla on todettu olevan myös vaikutusta piileviin ja matala ravinnepitoisuus vaikuttaa levien kasvuun etenkin vuoristoisten ja pohjoisten alueiden virtavesissä (Pan et al. 1996; Potapova 1996). Typpipitoisuus vaihteli 36,0 ja 1406,0 $\mu\text{g}/\text{l}$ välillä ja keskiarvo oli 467,2 $\mu\text{g}/\text{l}$, joka ilmentää luonnontilaisia karuja vesiä (Vedenlaatuopas 2013). Fosforipitoisuus vaihteli 17,0 ja 124,0 $\mu\text{g}/\text{l}$ välillä, keskiarvoltaan 45,1. Keskiarvo viittaa osittain rehevöityneisiin puroihin (Vedenlaatuopas 2013). Typen ja fosforin suhdeluku (N:P) oli aineistossa keskimäärin 10,4. Fosforia on pidetty yleisesti pääasiallisena ravinteena, joka rajoittaa perustuottajia makean veden habitaateissa, mutta typpi voi esiintyä rajoittavana tekijänä korkeamman ihmistoiminnan alueella tai paikoissa, missä fosforia ilmenee luonnollisesti runsaana maaperässä, esimerkiksi islantilaisessa neovulkaanisessa kallioperässä (Ritter 2007). Gudmundsdottir et al.(2011a) löysivät Islannista tätä tutkimusta pienempiä ravinnepitoisuuksia, mikä voi viitata esimerkiksi tutkimusalueen vähäisempään ihmistoimintaan verrattuna tähän tutkimukseen. Näiden veden kemiallisten muuttujien välillä ei löytynyt tilastollisesti merkitseviä korrelaatioita. Veden pH:n ja sähkönjohtavuuden välillä ei ilmennyt suurta korrelaatiota ($r_s = 0,14$). Veden pH:lla esiintyi pienehkö riippuvuus kokonaisfosforiin ($r_s = 0,32$). Sähkönjohtavuus korreloi hieman typpi- ($r_s=0,21$) ja fosforipitoisuuden ($r_s=0,36$) kanssa, mikä vahvistaa ravinteiden ja sähkönjohtavuuden välillä havaittua positiivista yhteyttä.

9.2. Runsaimmat lajit

Näytepaikoista löytyi yhteensä 125 lajia, joista 10 määritettiin sukutasolle. Useat lajit tavataan yleisesti oligotrofisissa ja alpiinisissa ympäristöissä. Kaikista soluista runsaimpina mitatut lajit olivat *Fragilaria arcus* (10,6 % kaikista soluista), *Tabellaria flocculosa* (10,2 %), *Fragilaria ulna* (9,8 %), ja *Fragilaria capucina* (8,3 %). Myös Antoniadès & Douglas (2002) havaitsivat *Fragilaria*

*arcus*in olevan epiliittisten lajien runsain korkealla sijaitsevilla arktisissa virtavesissä. Hansen et al. (2006) tutkivat jäätikköisten virtavesien piilevälajistoa Keski-Islannissa ja yleisimpiin lajeihin kuuluivat *Fragilaria arcus*, *Meridion circulare*, *Cocconeis placentula*, *Achnanthes lanceolata*, *Nitzschia inconspicua* ja *Nitzschia perminuta*. Kyseiset lajit esiintyivät myös tämän tutkimuksen runsaimpien lajien joukossa. Lisäksi Lounais-Islannin geotermaalisella alueella *Fragilaria ulna* ja *Fragilaria capucina* ilmenivät dominoivina lajeina (Gudmundsdottir et al. 2011b). Generalistisena lajina pidettyä *Tabellaria flocculosa*a ei sen sijaan ole havaittu yleisimpiin kuuluvina lajina vertailevissa tiedossa olevissa Islannin tutkimuksissa, mutta se kuului runsaimpiin lajeihin esimerkiksi Pohjois-Suomen virtavesissä Soinisen & Weckströmin (2009) mukaan sekä Pohjois-Suomessa ja -Norjassa (Teittinen et al. 2016). Lounais-Islannin erästä tutkimuksesta löydettiin 10 samaa lajia, jotka esiintyvät tämän tutkimuksen runsaimman 19 lajin joukossa (Gudmundsdottir et al. 2011a) ja saman alueen toisen tutkimuksen dominoivista lajeista 8 oli yhteneväisiä tämän tutkimuksen runsaimpien lajien kanssa (Gudmundsdottir et al. 2011b). Lounais-Islannissa *Gomphonema pumilum* esiintyi hyvin runsaana (Gudmundsdottir et al. 2011a; 2011b), kun taas tässä tutkimuksessa runsaana esiintyvää *Gomphonema minutumia* ei havaittu. On siis mahdollista, että yhteneväisen ulkomuodon takia lajit ovat sekoittuneet toisiinsa.

9.3. Lajirunsautta säätelevät ympäristötekijät

Lajirunsauden ja ympäristömuuttujien välillä ilmeni tilastollisesti merkitseviä korrelaatioita lajirunsauden suhteessa korkeuteen ($r_s = 0,380$) ja pH-arvoihin ($r_s = 0,305$). Lajirunsaus näytti nousevan sekä korkeuden että pH:n kasvaessa, lajirunsauden ollen kuitenkin suurinta kummassakin keskigradien-teilla. Useat tutkimukset ovat osoittaneet etenkin pH:n positiivisen vaikutuksen piileväyhteisöihin (Pan et al. 1996; Potapova & Charles 2002; Tang et al. 2013). Eloranta et al. (2007) painottivat pohjaleväyhteisön sietokykyä vaihteleville pH-oloille, mutta kuitenkin happamuuden merkittävyyttä lajirunsauden vähentäjänä. Epäsuotuisa pH-taso voi aiheuttaa fysiologista stressiä eliöille akvaattisissa ekosysteemeissä (Fairchild & Sherman 1993). Happamuus edesauttaa myrkyllisten metallien ionisaatiota (Kingston et al. 1992), eliminoi pH-herkkiä lajeja eri trofiatasoilla ja näin ollen vaikuttaa koko ravintoketjuun (Locke & Sprules 1994).

Yleistettyjen lineaaristen mallien (GLM) mukaan ympäristömuuttujat selittivät lajirunsauden vaihtelusta 65,1 % ja AIC-arvon perusteella valitun parhaan mallin mukaan 56,3 %. Parhaan mallin perusteella korkeus, pH, sähkönjohtavuus, uoman syvyys ja virtausnopeus olivat eniten lajirunsautteen vaikuttavia tekijöitä, joten puolet alkuperäisistä muuttujista tippui pois. Tämä selitti vain tiettyjen muuttujien merkittävyyttä ja että monella mitatulla muuttujalla ei ollut selkeää

yhteyttä lajirunsauteen. Sähkönjohtavuuden toisen asteen termi ei ollut tilastollisesti merkitsevä, mutta paransi mallin selittävyttä. Uoman koon on huomattu vaikuttavan piileväyhteisöihin (Potapova 1996) ja uoman syvyys voi viitata valo-olosuhteiden muutoksiin (Virtanen & Soininen 2012) sekä stabiilisuuteen syvän uoman ollessa matalaa stabiilimpi. Koska tutkimusalue on melko kirkasvetinen, lajirunsauden ja uoman syvyyden positiivista yhteyttä voi selittää enemmän häiriöt veden virtauksessa, kuten Teittinen et al. (2016) ehdottivat. Syvemmät virtausuomat ovat vähemmän alttiita veden virtaustason vaihtelulle, kuten kuivumiselle ja tulvahäiriöille, verrattuna matalampiin uomiin ja näin ollen voivat ylläpitää monipuolisempaa piileväyhteisöä (Teittinen et al. 2016).

Virtausnopeuden lineaarisella termillä ($p < 0,001$) oli merkitsevin vaikutus lajirunsauteen GLM-mallin mukaan. Lajirunsaus väheni virtausnopeuden kasvaessa. Myös Michels et al. (2006) havaitsivat virtausnopeuden olevan merkittävä tekijä piileväyhteisöille. Vedenvirtaus tuo tehokkaammin ravinteet saataville pohjaleväyhteisöön (Eloranta et al. 2007). Kun virtausnopeus kasvaa, vain vahvimmin kasvualustaansa kiinnittyneet lajit selviävät parhaiten (Eloranta et al. 2007). Erittäin voimakas virtaus puolestaan irrottaa nämäkin solut kasvualustastaan (Stevenson 1996b). Voimakkaan virtauksen mukana kulkevan kiintoaineksen aiheuttama hankaus voi myös vähentää leväsoluja (Eloranta et al. 2007) ja leväsolut voivat vähentyä paikallisesti myös kasvualustan siirtymisen takia (Teittinen et al. 2016). Parhaan GLM-mallin selittävien tekijöiden tarkastelu erikseen tutkimuspaikoittain osoitti, että korkeus selitti lajirunsautea tilastollisesti merkitsevästi ($p < 0,05$) Pakkilissa lajimäärän ollen pienin keskikorkeudella ja sähkönjohtavuus Kerlingarfjöllissä sekä Westfjordsissa. Sähkönjohtavuudella oli Kerlingarfjöllissä vahva negatiivinen vaikutus, mikä puoltaa sähkönjohtavuuden merkittävyyttä piileville (Soininen 2007). Myös Westfjordsissa sähkönjohtavuuden myötä lajirunsaus väheni jyrkästi, mutta hyvin korkean sähkönjohtavuuden ($609 \mu\text{S}/\text{cm}$) näytepaikassa oleva suhteellisen suuri lajirunsaus (17 lajia) muutti suhteen u-malliseksi.

9.4. Korkeuden vaikutus ympäristömuuttujiin ja piileväyhteisöihin

Tutkimuksessa korkeusgradientti oli tekijä, jota haluttiin erityisesti tarkastella. Korkeusgradientti kertoo abioottisten olosuhteiden muutoksista ja niiden vaikutuksista lajiyhteisöön pienellä maantieteellisellä alueella (Gill et al. 2013). Etenkin piilevien esiintyvyyttä määrittävät korkeuden myötä muuttuvat veden kemialliset ominaisuudet ja varjostus (Wang et al. 2011). Korkeuden ja ympäristömuuttujien välillä esiintyi vain heikkoja riippuvuuksia tässä tutkimuksessa. Ainoa tilastollisesti merkitsevä korrelaatio ($r_s = -0,33$, $p = < 0,05$) löytyi korkeuden ja uoman syvyyden

väliltä. Korkeammilla alueilla esiintyy yleisesti matalammat virtavesiuomat verrattuna matalan korkeuden ympäristöihin (Arbogast 2011). Korkeus korreloi negatiivisesti ympäristömuuttujien kanssa, lukuun ottamatta kivikokoa, kokonaistyppeä ja kokonaisfosforia. Lämpötilan väheneminen korkeuden myötä on laajasti tunnettu ilmiö (Körner 2007). Korkeus voi olla myös yhteydessä vahvemmin johonkin muuttujaan, jota ei tässä tutkimuksessa mitattu, ja vaikuttaa näin epäsuorasti lajirunsauteen. Lajirunsauden ja korkeuden väliltä löytyi tilastollisesti merkitsevä positiivinen korrelaatio ($r_s=0,380$, $p < 0,05$).

GLM-mallissa korkeuden suhde lajirunsauteen oli positiivinen ja lineaarinen ja paikkakohtaisena tarkasteluna tämä näkyi Herðubreiðn ja Westfjordsin näytepaikoissa. Þakgilissa suhde esiintyi käyräviivaisena, lajirunsauden ollessa pienin (15 lajia) keskikorkeudella (122-126 m mpy). Toisaalta korkeusgradientti esiintyi Þakgilissa melko lyhyenä verrattuna muihin tutkimuspaikkoihin. Vastoin muiden alueiden tuloksia, Kerlingarfjöllissä korkeuden myötä tapahtui hyvin heikkoa laskua lajirunsaudessa. Kerlingarfjöllin alueelta otetut näytteet otettiin pisimmältä korkeusgradientilta (matalin korkeus 25 m mpy ja suurin korkeus 921 m mpy), millä saattaisi olla vaikutusta siihen, että kyseisen alueen tulos vastaa esimerkiksi Wangin et al. (2011) korkeustutkimusta, jossa korkeusgradientin pituus oli 2230 m. Myös Ormerod et al. (1994) havaitsivat piilevien lajirunsauden laskevan korkeuden myötä (korkeusgradientti 3150 m). Lisäksi Wang et al. (2016) havaitsivat korkeuden ja piilevien lajirunsauden suhteen yksihuippuisena Kiinan vuoristoalueella. Korkeuden riippuvuus lajirunsauteen oli tässä tutkimuksessa heikosti positiivinen, mutta muistuttaa myös yksihuippuista suhdetta, sillä kaikista suurin lajimäärä (43 lajia) osui keskelle korkeusgradienttia. Tällöin tulos löytäisi etenkin yhtymäkohdan Rahbekin (2005) artikkeliin, joka ehdotti, että 50 % korkeuden ja lajirunsauden suhteista olisi unimodaalisia, lajirunsauden ollen suurinta juuri keskikorkeudella.

Redundanssianalyysissä (RDA) korkeus nousi merkittäväksi selittäväksi tekijäksi toisella akselilla, jonka osuus selitystä vaihtelusta oli 15,5 %. Sukutasolla *Fragilaria*- ja *Navicula*-suvut näyttivät viihtyvän matalammassa ympäristössä, kun taas *Nitzschia*-suku hieman korkeammalla, mutta selkeää yhteyttä ei ilmennyt. Myös Ormerod et al. (1994) ja Hassan et al. (2013) havaitsivat *Navicula*-suvun esiintyvän runsaammin matalan korkeuden virtavesissä. Etenkin *Navicula*- ja *Nitzschia*-sukuihin lukeutuvat liikkuvat, epipeeliset tai epipsammiset piilevät on huomattu esiintyvän matalan korkeusgradientin alueella (Ormerod et al. 1994), jossa esiintyy suuremmalla todennäköisyydellä vakaammat olosuhteet niin virtauksen kuin kasvualustojen puolesta. Sen sijaan *Fragilaria*-suvun kasvualustaan kiinnittyneet lajit ilmensivät korkeampaa ja jyrkempää elinympäristöä Ormerodin et al. (1994) mukaan. Kasvava korkeus ja jyrkkyys ovatkin usein

yhteydessä kasvavaan virtausnopeuteen, joten näitä olosuhteita suosivilla lajeilla täytyy esiintyä kykyä kiinnittyä vahvasti kasvualustaansa. Tässä tutkimuksessa korkeuden ja virtausnopeuden välillä ilmeni kylläkin negatiivinen, mutta heikko korrelaatio. Lajeista *Fragilaria arcus* edusti tässä tutkimuksessa korkean virtausnopeuden ympäristöä, kuten erityisesti Antoiades & Douglas (2002) ovat osoittaneet, mutta myös matalaa ympäristöä, vaikka esimerkiksi Hassanin et al. (2013) mukaan laji suosisi korkeaa sijaintia. *Epithemia turgida* ilmensi hyvin selkeästi korkeinta elinympäristöä. Muut lajit eivät ilmentäneet korkeuden suhteen yhtä selkeää yhteyttä ja esiintyivät keskivaiheilla gradienttia. Vertailuaineistojen välillä korkeus oli yksi selvimmistä eroavista muuttujista, sillä Islannin näytteet otettiin keskimäärin matalammalta (307 m mpy) kuin Pohjois-Suomen ja Norjan näytteet (539 m mpy). Korkeusgradientilla voi olla merkitystä alueellisten ympäristöolojen ja lajiston välisissä eroavaisuuksissa.

9.5. Lajistoon vaikuttavat ympäristötekijät

Paikalliset ympäristömuuttujat vaikuttavat suuresti piilevien yhteisökoostumukseen virtavesissä (Potapova & Charles 2002; Soininen & Weckström 2009). Redundanssianalyysin perusteella ympäristömuuttujat selittivät lajiston vaihtelusta 39,1 %. Ensimmäinen akseli selitti selitetystä vaihtelusta 40,5 % ja toinen akseli 15,5 %. Edellä mainitut selityssasteet ovat erittäin hyviä paljon lajeja ja nollahavaintoja sisältävälle aineistolle, sillä tyypillisesti arvot ovat tällöin matalampia (Weckström & Juggins 2006). Esimerkiksi Passyn (2007) RDA-analyysin ensimmäinen ja toinen akseli selittivät lajiston vaihtelusta yhteensä 31 %. Tämän tutkimuksen ordinaatioanalyysin perusteella lajistoon vaikuttivat voimakkaimmin ensimmäisellä akselilla kokonaisfosfori, pH, uoman syvyys ja veden lämpötila, tässä järjestyksessä. Lisäksi toisella akselilla voimakkaita lajistoon vaikuttavia tekijöitä olivat edellisessä kappaleessa tarkastellun korkeuden lisäksi myös kivikoko.

Myös Soininen et al. (2004) havaitsivat yhteisökoostumukseen vaikuttavan eniten kokonaisfosforin ja pH:n, joiden lisäksi merkittäviin tekijöihin kuuluivat myös sähkönjohtavuus, leveyspiiri ja veden väri. Veden pH on noussut myös muissa tutkimuksissa keskeiseksi lajiston määrittäjäksi (Potapova & Charles 2002; Hassan et al. 2013). Matalissa pH-oloissa pärjäävät runsaina vain happamiin olosuhteisiin erikoistuneet asidofiiliset ja asidobionttiset lajit (Pan et al. 1996). Kuten edellisessä kappaleessa on mainittu, uoman syvyydellä on usein voimakas vaikutus piilevyyhteisöihin sen tuoman vakaamman kasvupaikan tai valo-olosuhteiden muutosten vuoksi.

Tämän tutkimuksen tulosta mukaillen, myös Winter & Duthie (2000) havaitsivat veden lämpötilan piileviin vaikuttavaksi keskeiseksi tekijäksi, minkä lisäksi myös Vilbaste & Truu (2003) päätyivät

samaan johtopäätökseen tarkastellessaan yhteisökoostumusta omassa RDA-analyysissään. Jälkimmäisessä tutkimuksessa lämpötilan ohella sedimenttien klorofyllipitoisuus osoittautui merkittäväksi lajistoon vaikuttavaksi tekijäksi. Korkea lämpötila kiihdyttää levien kasvunopeutta ja nostaa aineenvaihdunnan tasoa (Stevenson 1996a). Lämpötila on yhteydessä yleisten lajien runsastumiseen lajiyhteisössä (DeNicola 1996). Korkean veden lämpötilan on myös huomattu tietyissä tutkimuksissa pienentävän piilevien solukokoa (Montagnes & Franklin 2001). Jäätiköiden tai kuumien lähteiden läheisyys Islannissa voivat aiheuttaa vesistöjen lämpötiloihin laajaakin vaihtelua. Kerlingarfjöllin tulivuorella 861 metriä merenpinnan yläpuolella havaittiin lämpötilaksi vain 2,5 °C (näytepisteiden lämpötilojen keskiarvo 11,5 °C) ja puro oli osittain jään peitossa. Etenkin jäätiköiden sulamisvedet aiheuttavat vahvaa vuodenaikaista vaihtelua virtaamaan ja lämpötilaan, mikä johtaa muutoksiin uoman tasapainossa, veden turbulentsuudessa ja ravinteiden saatavuudessa (Milner & Petts 1994). Hieber et al. (2001) tutkimustuloksen mukaan piilevien yhteisökoostumukseen vaikutti eniten jäätiköiden läheisyys Sveitsin Alpeilla.

Kivikoolla voi olla yhteys kasvualustan stabiilisuuteen (Teittinen et al. 2016). Suuri kivikoko ja syvä virtavesiuoma voivat luoda piilevälajistolle häiriöttömän kasvualustan (Teittinen et al. 2016). Sähkönjohtavuudella ei näyttänyt yllättäen olevan yhteisökoostumukseen voimakasta vaikutusta, toisin kuin on osoitettu muissa yhteyksissä (Soininen 2007; Virtanen & Soininen 2012; Hassan et al. 2013).

Ordinaatiokuvaajaa ja 19 runsaimman lajin sijoittumista tarkastellen voidaan todeta, että *Fragilaria ulna* suosi korkeaa ja *Fragilaria capucina* hieman viileämpää lämpötilaa, minkä havaitsivat myös Gudmundsdottir et al. (2011b). *Nitzschia palea* ilmentää Kellyn et al. (1995) sekä Panin et al. (1996) mukaan usein korkeaa ravinnepitoisuutta, mutta tässä tutkimuksessa yhteys ei ollut merkittävä. *Achnanthes minutissima* ja *Achnanthes subatomoides* suosivat analyysin mukaan vähäravinteista habitaattia. Ensimmäisen on todettu viihtyvän matalassa fosforipitoisuudessa myös toisessa tutkimuksessa (Pan et al. 1996). Lisäksi nämä *Achnanthes*-lajit menestyivät tämän tutkimuksen mukaan happamassa tai neutraalissa ympäristössä. Round (1993) kuitenkin luokitteli *Achnanthes minutissiman* korkeiden pH-olojen ilmentäjäksi. Toisaalta tämä hyvin runsas laji pystyy elämään monenlaisissa ympäristöoloissa (Soininen 2012), joten sitä ei välttämättä voi pitää tehokkaana vesienlaadun ilmentäjänä. Ympäristömuuttujat eivät luoneet massiivisia eroja lajien väliseen esiintymiseen, sillä suurin osa lajeista kohdistui RDA-kuvaajassa lähelle toisiaan. Tiedyt lajit kuitenkin erottuivat poikkeavilla ympäristövaatimuksillaan. Esimerkiksi *Tabellaria flocculosa* esiintyi vähäravinteisessa ja etenkin happamassa ympäristössä, mukaillen myös Elorannan & Soinisen (2002) artikkelia. Myös Pan et al. (1996) havaitsivat lajin olevan runsain matalan pH:n

paikoilla. *Fragilaria arcus* erottui ordinaatiokuvaajan mukaan toisista *Fragilaria*-suvun edustajista, menestyen paremmin korkean virtausnopeuden elinympäristössä, kuten Antoniadès & Douglas (2002) ovat huomanneet. Roundin (1993) mukaan laji edustaa lisäksi korkeita ravinneoloja, mihin ei löytynyt yhtä selkeää yhteyttä tästä tutkimuksesta. *Cocconeis placentula* oli analyysin mukaan yleisin emäksisemmässä ympäristössä ja edusti myös ravinnepitoisuuksiltaan korkeita olosuhteita, kuten myös Round (1993) osoitti. *Epithemia turgida* suosi muita lajeja suurempaa kivikokoa.

9.6. Lajimäärien, lajistojen ja ympäristöolojen alueelliset erot

Islannista löytyi keskimäärin noin 25 lajia näytepaikkaa kohden, kun Pohjois-Fennoskandiassa sama luku oli noin 26. Pohjois-Suomesta ja Norjasta on kerätty kuitenkin 200 solua vähemmän kuin Islannista näytepaikkaa kohden. Mitä enemmän yksilöitä mitataan monimuotoisesta lajistosta, sitä enemmän lajejakin tyypillisesti havaitaan (Bunge & Fitzpatrick 1993), joten vertailuaineiston lajimäärät voisivat olla suurempiakin tämän tutkimuksen tunnistusmäärällä.

Ei-parametrisen moniulotteisen skaalauksen (NMDS) perusteella Islannin sekä Pohjois-Suomen ja -Norjan lajit erosivat suurelta osin toisistaan, sillä kuvaajassa ne esittäytyivät melko erillisinä ryhminä. Ilmiöstä löytyy yhteneväisyyttä makro-organismien levinneisyyteen, jossa ilmenee selkeää lajimäärän nousu pinta-alan kasvaessa (Bolgovics et al. 2015). Lisäksi piilevien samankaltaisuuden on huomattu vähenevän välimatkan myötä, mutta suhde esiintyy melko tasaisena verrattuna suuriin organismeihin (Hillebrand et al. 2001). Tuloksessa esiintyi kuitenkin pientä päällekkäisyyttä, mikä voi kertoa vahvimpien levittäytyjälajien ja monenlaisiin ympäristöoloihin sopeutuneiden lajien esiintymisestä. Tämä mukailisi Finlayn (2002) artikkelia, joka käsittelee mikro-organismien universaalia leviämiskykyä. Osa lajeista ei välttämättä kuitenkaan kykene levittämään kummallekin alueelle johtuen Islannin eristyneestä sijainnista, jolloin voidaan puhua suuremman mittakaavan alueellisista, historiallisista ja evolutiivisista tekijöistä (Vanormelingen et al. 2008). Monen lajin kohdalla kyse voi kuitenkin olla siitä, etteivät ne vain sopeudu tiettyihin ympäristöolosuhteisiin vaikka esiintyisivätkin muuten alueella, jolloin paikallisten abioottisten ja bioottisten tekijöiden merkitys on suuri lajistojen määrittäjänä. Myös tämä näkemys mukailee Finlayn (2002) painottamaa ympäristögradienttien merkittävyyttä mikro-organismien levinneisyydessä. Ympäristömuuttujien tärkeys korostui myös Soinisen et al. (2004) NMDS-analyysissä, jossa tulokset osoittivat runsasta vaihtelua yhteisökoostumuksessa Suomen eri alueiden boreaalisissa virtavesissä. On myös huomattava, että kaikkia lajeja on mahdotonta mitata alueilta, joten yhteneväisyyksiä voi esiintyä ehkäpä enemmän mitä tulokset näyttävät.

Pääkomponenttianalyysin (PCA) mukaan korkeus merenpinnasta, kokonaistyyppi ja pH erosivat merkittävimmin Islannin ja Pohjois-Fennoskandian aineistojen välillä. Pohjois-Suomen ja -Norjan näytteet on otettu pääosin korkeammalta sijaitsevasta maastosta kuin Islannissa. Islannissa puolestaan vallitsi tyypipitoisemmat ja emäksisemmät virtavedet. Kuvaajan perusteella Pohjois-Fennoskandian ympäristöolot olivat yhdenmukaisemmat ja suurempi vaihtelu paikkojen välillä esiintyi Islannissa. Useat näytepaikat kuitenkin sijoittuivat melko keskelle kuvaajaa, ilmentäen samankaltaisempia ympäristöoloja. Similariteettianalyysin (ANOSIM) mukaan lajistot ($R = 0,5739$, $p = 0,001$) erosivat toisistaan Islannin ja Pohjois-Fennoskandian välillä ympäristömuuttujia ($R = 0,4026$, $p = 0,001$) enemmän. Myös Virtanen & Soininen (2012) huomasivat piilevien lajistokoostumuksen vaihtelevan alueiden välillä enemmän kuin mitatut ympäristömuuttujat similariteettianalyysissään Suomen sisäisissä kohteissa. Soinisen et al. (2016) tutkimuksessa saarilla esiintyvät piilevälajit erosivat selkeästi mantereisista lajeista. Näin ollen yhteisökoostumukseen voisi vaikuttaa tässä osiossa mainitut suuremman mittakaavan alueelliset tekijät, kuten leviämistäisyydet ja -ominaisuudet. Laaja merialue Islannin ja Pohjois-Fennoskandian välissä voisi toimia tämän tutkimuksen tapauksessa isona leviämiseesteenä. Toisaalta ottaen huomioon piilevien tehokkaan leviämiskyvyn vedenvirtausten, tuulten ja eläinten kuljettamina (Kristiansen 1996), sopeutumisen pitkiin leviämisvälimatkoihin vastustuskykyisiä elämänvaiheita luomalla (Roberts & Cohan 1995) ja sen, että eroavaisuudet olivat silti sen verran suuria alueiden välillä sekä lajistojen että ympäristömuuttujien osalta, ei leviämiseistä välttämättä ilmene. Näin ollen piilevälajistossa ei esiintyisi myöskään suurta alueellista rajoittuneisuutta. Matala lajiutumistaso, korkea leviämiskyky, leviämiseiden puuttuminen ja korkea yksilörunsaus estävät maantieteellistä eriytymistä (Finlay 2002; Finlay & Fenchel 2004).

9.7. Tulosten luotettavuustarkastelu

Tutkimuksen epävarmuustekijät liittyvät merkittävästi etenkin piilevien lajimääritykseen, jossa tarvitaan laajaa asiantuntemusta. Näin ollen tutkimuksen tekijän kokemattomuus saattoi johtaa virheisiin lajeja määritettäessä, vaikka ohjaajan ja muiden aiheeseen perehtyneiden henkilöiden näkemykseen turvauduttiin usein. Pieni osa lajeista tunnistettiin vain sukutasolle, millä saattoi olla vaikutusta laskettuihin lajirunsausuksiin. Erityisesti *Achnanthes*- ja *Navicula*-sukujen edustajia oli välillä vaikeaa tunnistaa lajitasolle. Runsaimmat lajit ovat kuitenkin pääosin suurella varmuudella tunnistettu oikein, joten lajien runsaussuhteet eivät huomattavasti ole muuttuneet epätarkkojen tai virheellisten tunnistusten johdosta. Ainoa enemmän epävarmuutta aiheuttava yleinen laji, jonka tutkimuksen tekijä määrittä *Gomphonema minutumiksi*, saattaa olla myös esimerkiksi

Gudmundsdottirin et al. (2011a) Islannissa runsaana havaitsema *Gomphonema pumilum*, jolla on huomattavaa samaa näköä kyseisen lajin kanssa.

Pienet lajit ovat nopeita habitaattien valtaajia nopeasta solunjakautumisesta johtuen, joten niitä esiintyy näytteissä enemmän (Cox 1991). Näin ollen runsaasti pieniä lajeja sisältävistä näytteistä saattoi jäädä useita harvinaisia ja isompia lajeja havaitsematta (Eloranta et al. 2007). Muutamasta näytepaikasta löytyi erittäin paljon lajeja. Tällöin 500 solun laskeminen ei riitä kuvastamaan näytepisteen todellista lajirunsausta, sillä lajirunsaus kasvaa mitä enemmän yksilöitä otetaan laskuihin mukaan (Bunge & Fitzpatrick 1993). On kuitenkin muistettava, että tutkimuksessa ei pystytä koskaan luomaan täydellisen tarkkaa kuvaa piilevien lajirunsauksista ja yhteisörakenteista.

Monenlaisissa ekosysteemeissä esiintyvät lajit, kuten *Achnanthes minutissima*, ei sovellu vesienlaadun ilmentäjäksi yhtä tehokkaasti kuin ympäristöllisesti rajoittuneemmat lajit (Eloranta et al. 2007). Tutkimuksessa ei myöskään huomioitu ajallista näkökulmaa, joten muutokset tässä kontekstissa jäivät ajallisesti hyvinkin vaihtelevien piileväyhteisöiden kuin ympäristömuuttujienkin osalta havaitsematta. Jonkin muuttujan arvo on saattanut vain hetkellisesti muuttua ja vaikuttaa nopeasti piileviin. On myös otettava huomioon, että piileviin saattoi vaikuttaa ympäristömuuttuja, jota ei ole mitattu tässä tutkimuksessa. Tutkimuksen tekijä ei ole kerännyt näytteitä, jolloin ei ole pystytty saamaan kokonaisvaltaista kuvaa tutkimusalueesta ja tutkimuksen eri vaiheista, kuin mitä olisi saanut osallistumalla näytteenottoon. Toisaalta valmiiksi kerätyillä näytteillä oli helppo lähteä rakentamaan tutkimuksen seuraavia vaiheita.

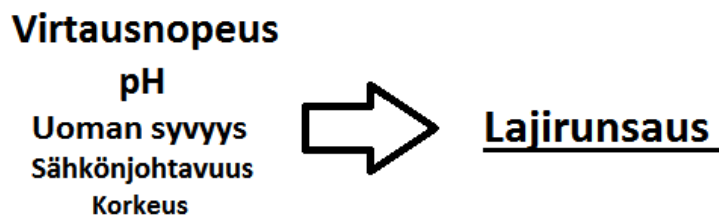
9.8. Jatkotutkimuksen tarve

Piilevien lajiston koostumuksen ja lajirunsauden vaihtelu korkeusgradientilla tarvitsee enemmän tutkimuspohjaa. Piilevätutkimusta tulisi erityisesti kohdentaa juuri alpiiniseen ympäristöön ja arktiselle alueelle, sillä kyseisissä olosuhteissa sijaitsevat virtavesiekosysteemit ovat tulevaisuudessa erityisen herkkiä ilmastonmuutokselle ja ravinnekuormia kasvattavalle ihmistoiminnalle (Wang et al. 2016). Ympäristömuutoksella on vaikutuksia vesieliöiden lajikoostumukseen ja lajirunsauteen (Wang et al. 2016). Lisäksi muutokset perustuottajayhteisöissä voivat säädellä laajemmin ruokaketjun muita osia, joihin kuuluvat kalat ja selkärangattomat eliöt (Gudmundsdottir et al. 2011a). Ilmiö pätee myös päinvastaiseen suuntaan eli makro-organismien muutokset vaikuttavat pohjalevy yhteisöihin. Näin ollen bioottisten interaktioiden sisällyttäminen piilevien lajikoostumus- ja lajirunsaustutkimuksiin on tärkeää ja aihetta voisi tarkastella edelleen myös liitettynä korkeusgradienttiin, sillä veden fysikaalis-kemiallisten ominaisuuksien lisäksi myös bioottiset interaktiot vaihtelevat korkeuden myötä.

10. Johtopäätökset

1. Mitkä ympäristötekijät säätelevät piilevien lajirunsautta Islannissa?

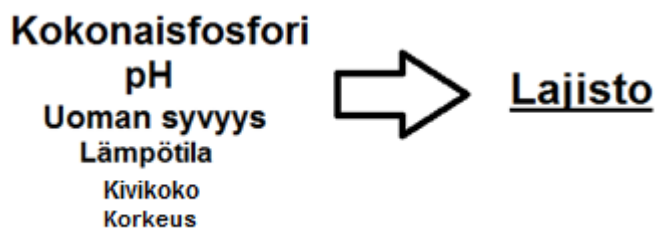
Piilevien lajirunsautta eniten määrittäviin ympäristömuuttujiin lukeutuvat positiivista suhdetta ilmentävät korkeus, pH ja uoman syvyys, sekä u-mallista suhdetta ilmentävät sähkönjohtavuus ja virtausnopeus (Kuva 14). Voimakkain vaikutus löytyy virtausnopeuden negatiivisesta yhteydestä. Virtausnopeuden lisäksi etenkin kemialliset muuttujat, kuten pH ja sähkönjohtavuus, ovat myös aiemmin todettu merkittäviksi piileviin vaikuttaviksi tekijöiksi. Korkeuden heikomman vaikutuksen sekä aikaisempien tutkimusten vaihtelevien tulosten perusteella ei voi vetää suuria johtopäätöksiä korkeuden vaikutuksesta piileviin.



Kuva 14. Yhteenvetokuva ympäristötekijöiden vaikutuksesta lajirunsauteen. Ylhäällä esiintyy voimakkain muuttuja paksuimmalla fonttikoolla ja alimpana vähiten vaikuttava pienimmällä fonttikoolla.

2. Mitkä ympäristötekijät vaikuttavat piilevälajistoon Islannin virtavesissä?

Piilevälajistoon vaikuttavat tämän tutkimuksen perusteella eniten kokonaisfosfori, pH, uoman syvyys, lämpötila, kivikoko ja korkeus (Kuva 15). Etenkin pH ja ravinnepitoisuudet ovat aiemminkin olleet tärkeitä lajiston määrittäjiä. Sähkönjohtavuus, joka on muissa yhteyksissä todettu merkittäväksi lajistoa määrittäväksi tekijäksi, jää tässä vähälle huomiolle.



Kuva 15. Yhteenvetokuva ympäristötekijöiden vaikutuksesta lajistoon. Merkittävin muuttuja esiintyy ylimpänä ja suurimmalla fonttikoolla, vähiten vaikuttavin muuttuja alimpana ja pienimmällä fonttikoolla.

3.Miten piilevälajistot, paikalliset lajimäärät ja ympäristömuuttajat eroavat Islannin ja Pohjois-Fennoskandian välillä?

Islannin lajisto poikkeaa suurelta osin Pohjois-Suomen ja Norjan lajistosta. Paikalliset lajimäärät ovat Islannissa noin 25 lajia ja Pohjois-Fennoskandiassa noin 26. Ympäristömuuttujista korkeus, kokonaistyyppi ja pH eroavat eniten aineistojen välillä. Lajistot poikkeavat enemmän toisistaan Islannin ja Pohjois-Fennoskandian välillä kuin paikkojen sisällä. Ympäristömuuttajat eroavat myös, mutta hieman vähemmän. Koska ympäristöolosuhteet ovat samankaltaisempia kuin lajistot, piilevien hyvästä leviämiskyvystä huolimatta Islannin eristyneisyys voi vaikuttaa esimerkiksi leviämisesteen, kuten tässä tapauksessa valtameren, kautta lajistojen eriävyyteen. Ympäristömuuttujien eroavaisuus kuitenkin voi tarkoittaa että lajit esiintyvät kummallakin alueella, mutta suotuisat olot eivät esiinny kuin vain toisella alueista.

11. Kiitokset

Kiitos ohjaajalleni Janne Soiniselle monipuolisesta avusta gradun teon eri vaiheissa. Kiitän myös Anette Teittistä tuesta eteen tulleissa pulmissa ja Sonja Aarniota piilevien tunnistusseurasta- ja avusta. Kiitokset gradun näytteidenkerääjäryhmälle, johon kuuluivat Jianjung Wang, Qing Liu, Han Xiao ja Feyan Pan. Lopuksi kiitokset myös lähipiirilleni tuesta ja kannustuksesta.

Kirjallisuus

- Adams, G. L., Pichler, D. E., Cox, E. J., O’Gorman, E. J., Seeney, A., Woodward, G. & D. C. Reuman (2013). Diatoms can be an important exception to temperature– size rules at species and community levels of organization. *Global change biology*. 19: 3540 – 3552.
- Allan, J. D. (1995). *Stream ecology: Structure and function of running waters*. 388 s. Chapman & Hall, London.
- Allen, T. F. H., Bartell, S. M. & J. F. Koonce (1977). Multiple stable configurations in ordination of phytoplankton community change rates. *Ecology*. 58(5): 1076-1084.
- Antoniades, D. & M. S. V. Douglas (2002). Characterization of high arctic stream diatom assemblages from Cornwallis Island, Nunavut, Canada. *Canadian journal of botany*. 80(1): 50-58.
- Arbogast, A. (2011). *Discovering physical geography*. 2. p. 639 s. Wiley, United States of America.
- ArcGIS (2018). 24.09.2018.
<https://services.arcgisonline.com/ArcGIS/rest/services/World_Topo_Map/MapServer>
- Arnell, N. (2002). *Hydrology and global environmental change*. 346 s. Prentice Hall, Harlow.
- Artusi, R., Verderio, P. & E. Marubini (2002). Bravais-Pearson and Spearman correlation coefficients: meaning, test of hypothesis and confidence interval. *The international journal of biological markers*. 17(2): 148-151.
- Baas Becking, L. G. M. (1934). *Geobiologie of inleiding tot de milieukunde*. 263 s. Van Stockum and Zoon, The Hague.
- Biggs, B.J.F (1996). Patterns in benthic algae of streams. *Teoksessa Stevenson, R. J., Bothwell, M. L. & R. L. Lowe: Algal ecology: Freshwater benthic ecosystems*, 31-56. Academic Press, San Diego.
- Bolgovics, A., Acs, E., Varbiro, G., Görgenyi, J. & G. Borics (2015). Species area relationship

- (SAR) for benthic diatoms: a study on aquatic islands. *Hydrobiologia*. 764(1): 91-102.
- Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*. 73(3): 1045–1055.
- Brittain, J. E., Bogen, J., Khokhlova, L. G., Melvold, K., Stenina, A. S., Gíslason, G. M., Brørs, S., Kochanov, S. K., Ólafsson, J. S., Ponomarev, V. I., Jensen, A. J., Kokovkin, A. V. & L-E. Petterson (2009). Arctic Rivers. *Teoksessa* Tockner, K., Uehlinger, U. & C. T. Robinson (toim.): *Rivers of Europe*, 337–379. Pearson, Harlow.
- Brown, J. H. (1988). Species diversity. *Teoksessa* Myers, A. A. & P. S. Giller (toim.): *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distribution*, 57-89. Chapman and Hall, New York.
- Brussock, P. P., Brown, A. V. & J. C. Dixon (1985). Channel form and stream ecosystem models. *Water resources bulletin*. 21(5): 859-866.
- Bunge, J. & M. Fitzpatrick (1993). Estimating the number of species; a review. *Journal of the American statistical association*. 88 (421): 364-373.
- Camitz, J., Sigmundsson, F., Foulger, G., Jahn, C-H., Völksen, C. & P. Einarsson (1995). Plate boundary deformation and continuing deflation of the Askja volcano, North Iceland, determined with GPS, 1987–1993. *Bulletin of volcanology*. 57(2): 136-145.
- Cardinale, B. J., Bennet, D. M., Nelson, C. E. & K. Gross (2009). Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity–diversity hypothesis in streams. *Ecology*. 90(5): 1227–1241.
- Carpenter, K. D. & I. R. Waite (2000). Relations of habitat-specific algal assemblages to land use and water chemistry in the Willamette basin, Oregon. *Environmental monitoring and assessment*. 64(1): 247–257.
- Chapin, F. S. & G. R. Shaver (1981). Changes in soil properties and vegetation following disturbance of Alaskan Arctic Tundra. *Journal of applied ecology*. 18(2): 605-617.

- Chapman, M.G. & A. J. Underwood (1999). Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM tests. *Marine ecology progress series*. 180: 257-265.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology*. 18(1): 117–143.
- Closs, G., Downes, B. & A. Boulton, (2004). *Freshwater Ecology: A Scientific Introduction*. 221 s. Blackwell Publishing, Malden, USA.
- Conway, S. J., Decaulne, A., Balme, M. R., Murray, J. B. & M. C. Towner (2010). A new approach to estimating hazard posed by debris flows in the Westfjords of Iceland. *Geomorphology*. 114(4): 556-572.
- Cornell, H.V. (1999). Unsaturation and regional influences on species richness in ecological communities: a review of the evidence. *Ecoscience*. 6(3): 303–315.
- Cox, E. J. (1991). What is the basis for using diatoms as monitors of river quality? *Teoksessa* Whitton, B. A., Rott, E. & G. Friedrich (toim.): *Use of algae for monitoring rivers*, 33-40. Institut für Botanik, Universität Innsbruck, Innsbruck.
- Cox, E. J. (2014). Diatom identification in the face of changing species concepts and evidence of phenotypic plasticity. *Journal of micropalaeontology*. 33(2): 111–120.
- DeNicola, D. M. (1996). Periphyton responses to temperature at different ecological levels. *Teoksessa* Stevenson, R. J., Bothwell, M. L. & R. L. Lowe (toim.): *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*, 149-182. Academic Press, United States of America.
- Descy, J. P. & C. Mouvet (1984). Impact of the Tihange nuclear power plant on the periphyton and the phytoplankton of the Meuse River (Belgium). *Hydrobiologia*. 119(2): 119–128.
- Dimitrovski, I., Kocev, D., Loskovska, S. & S. Džeroski (2011). Hierarchical classification of diatom images using ensembles of predictive clustering trees. *Ecological informatics*. 7(1): 19-29.

- Dixit, S. S., Smol, J. P., Kingston, J. C. & D. F. Charles (1992). Diatoms - powerful indicators of environmental-change. *Environmental science and technology*. 26(1): 22–33.
- Eloranta, P. & J. Kwandrans (1999). Biologinen monitorointi-menetelmä Vantaanjoen vedenlaadun kuvaajana. *Vesitalous*. 40(2): 8-11.
- Eloranta, P., Karjalainen, S. M. & K-M. Vuori (2007). Piilevâyhteisöt jokivesien ekologisen tilan luokittelussa ja seurannassa - menetelmäohjeet. *Pohjois-Pohjanmaan ympäristökeskus*, Oulu.
- Fairchild, G. W. & J. W. Sherman (1993). Algal periphyton response to acidity and nutrients in softwater lakes: lake comparisons vs. nutrient enrichment approach. *Journal of the North American benthological society*. 12(2):157-167.
- Fenchel, T. (1993). There are more small than large species? *Oikos*. 68(2): 375-378.
- Finlay, B.J. & K. J. Clarke (1999). Ubiquitous dispersal of microbial species. *Nature*. 400: 828.
- Finlay, B.J. (2002). Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*. 296(5570): 1061-1063.
- Finlay, B.J & T. Fenchel (2004). Cosmopolitan metapopulations of free-living microbial eukaryotes. *Protist*. 155(2): 237-244.
- Flude, S., McGarvie, D.W. & R. Burgess (2010). Rhyolites at Kerlingarfjöll, Iceland: the evolution and lifespan of silicic central volcanoes. *Bull volcanol*. 72(5): 523-538.
- Frissell, C. A., Liss, W. J., Warren, C. E. & M. D. Hurley (1986). A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental management*. 10 (2): 199–214.
- Gaston, K. J (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*. 405: 220–227.

- Gill, B. A., Harrington, R. A., Kondratieff, B. C., Zamudio, K. R., Poff, N. L. & W. C. Funk (2013). Morphological taxonomy, DNA, barcoding, and species diversity in southern Rocky Mountain headwater streams. *Freshwater Science*. 33(1): 288–301.
- Grytnes, J-A. & C. M. McCain (2007). Elevational trends in biodiversity. *Teoksessa Levin, S. (toim.): Encyclopedia of biodiversity*, 2. p., 149-154. Academic Press, United States of America.
- Gudmundsdottir, R., Ólafsson, J. S., Palsson, S., Gíslason, G. M. & B. Moss (2011a). How will increased temperature and nutrient enrichment affect primary producers in sub-Arctic streams? *Freshwater biology*. 56(10): 2045–2058.
- Gudmundsdottir, R., Gíslason, G. M., Palsson, S., Ólafsson, J. S., Schomacker, A., Friberg, N., Woodward, G., Hannesdottir, E. R. & B. Moss (2011b). Effects of temperature regime on primary producers in Icelandic geothermal streams. *Aquatic botany*. 95(4): 278-286.
- Gudmundsdottir, R., Palsson, S., Gíslason, G. M., Ólafsson, J. S. & B. Moss (2012). Variation in diatom and bryophyte communities along a temperature gradient in sub-Arctic streams: model surrogates for trends in larger ecosystems? *Inland waters*. 2(4): 163-176.
- Gudmundsdottir, R., Palsson, S., Hannesdottir, E.R., Ólafsson, J.S., Gíslason, G.M. & B. Moss (2013). Diatoms as indicators: The influences of experimental nitrogen enrichment on diatom assemblages in Sub-Arctic streams. *Ecological indicators*. 32: 74-81.
- Guisan, A., Edwards Jr, T.C. & T. Hastie (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological modelling*. 157(2-3): 89-100.
- Hansen, I., Gíslason, G.M. & J. S. Ólafsson (2006). Diatoms in glacial and alpine rivers in Central Iceland. *Verhandlungen der internationale vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*. 29(3): 1271-1274.
- Hassan, G. S., De Francesco, C. G. & S. Dieguez (2013). The significance of modern diatoms as paleoenvironmental indicators along an altitudinal gradient in the Andean piedmont of

central Argentina. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*. 369, 349–360.

Hieber, M., Robinson, C., Rushforth, S. & U. Uehlinger (2001). Algal communities associated with different alpine stream types. *Arctic, antarctic and alpine research*. 33(4): 447–456.

Hildebrand, M., Davis, A., Smith, S., Traller, J. & R. Abbriano (2012). The place of diatoms in the biofuels industry. *Biofuels*. 3(2): 221–240.

Hill, W. R. (1996). Effects of light. *Teoksessa Stevenson, R. J., Bothwell, M. L. & R. L. Lowe (toim.): Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*, 121–148. Academic Press, San Diego.

Hillebrand, H., Watermann, F., Karez, R. & U. Berninger. (2001) Differences in species richness patterns between unicellular and multicellular organisms. *Oecologia*. 126(1): 114–124.

Hillebrand, H. & T. Blenckner (2002). Regional and local impact on species diversity – from pattern to processes. *Oecologia*. 132(4): 479–491.

Hillebrand, H. (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American naturalist*. 163(2): 192–211.

Islannin ilmatieteenlaitos (2018). Veðurstofa Íslands. 04.10.2018. < <https://www.vedur.is>>

Jolliffe, I. T. (2002). *Principal component analysis*. 2. p. 487 s. Springer, New York.

Kelly, M. G., Penny, C. J. & B. A. Whitton (1995). Comparative performance of benthic diatom indices used to assess river water quality. *Hydrobiologia*. 302(3): 179–188.

Kingston, J. C., Birks, H. J. B., Uutala, A. J., Cumming, B. F. & J. P. Smol (1992). Assessing trends in fishery resources and lake water aluminum for paleolimnological analyses of siliceous algae. *Canadian journal of fisheries and aquatical sciences*. 49(1): 116–127.

- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B. & F. Rubel (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*. 15(3): 259–263.
- Kristiansen, J. (1996). Dispersal of freshwater algae—a review. *Hydrobiologia*. 336(1-3): 151–157.
- Körner, C. (2007). The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in ecology & evolution*. 22(11): 569–574.
- Legendre, P. & E. D. Gallagher (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*. 129(2), 271–280.
- Locke, A. & W. G. Sprules (1994). Effects of lake acidification and recovery on the stability of zooplankton food webs. *Ecology*. 75(2): 498-506.
- MacArthur, R. H. (1972). *Geographical ecology*. 269 s. Harper & Row, New York.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. 179 s. Princeton University Press, Princeton, United States of America.
- Makarek, V. & P. Legendre (2002). Nonlinear redundancy analysis and canonical correspondence analysis based on polynomial regression. *Ecology*. 83(4): 1146-1161.
- Mann, D.G. (1999). The species concept in diatoms. *Phycologia*. 38(6): 437–495.
- Martiny, J. B. H., Bohannan, B. J. M., Brown, J. H., Colwell, R. K., Fuhrman, J. A., Green, J. L., Horner-Devine, M. C., Kane, M., Adams Krumins, J., Kuske, C. R., Morin, P. J., Naeem, S., Ovreås, L., Reysenbach, A-L., Smith, V.H. & J. T. Staley (2006). Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature reviews microbiology*. 4(2): 102-112.
- McCormick, P. V. & R. J. Stevenson (1989). Effects of snail grazing on benthic algal community structure in different nutrient environments. *Journal of the North American benthological society*. 8(2): 162–172.

- Michels, A., Umana, G. & U. Raeder (2006). Epilithic diatom assemblages in rivers draining into Golfo Dulce (Costa Rica) and their relationship to water chemistry, habitat characteristics and land use. *Archiv fur Hydrobiologie*. 165(2): 167–190.
- Milner, A. M. & G. E. Petts (1994). Glacial rivers: physical habitat and ecology. *Freshwater biology*. 32(2): 295-307.
- Montagnes, D. J. S. & D. J. Franklin (2001). Effect of temperature on diatom volume, growth rate, and carbon and nitrogen content: reconsidering some paradigms. *Limnology and oceanography*. 46(8): 2008–2018.
- Nekola, J. C. & P. S. White (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of biogeography*. 26(4): 867-878.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M. B., Romdal, T. & C. Rahbek (2008). Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*. 453(7192): 216-219.
- Noland, L. E. & M. Gojdics (1967). *Research in protozoology*. 215 s. Pergamon Press, New York & Oxford.
- Oh, Y. M., Kim, M., Lee-Cruz, L., Lai-Hoe, A., Go, R., Ainuddin, N., Rahim, R. A., Shukor, N. & J. M. Adams (2012). Distinctive bacterial communities in the rhizoplane of four tropical tree species. *Microbial ecology*. 64(4): 1018-1027.
- Oksanen, J. (2003). Kun malli ei sovi: aineiston muutokset. 22.10.2018.
<http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/rekola/html-opas/node63_ct.html>
- Oksanen, J. (2015). Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial. 26.10.2018. <<http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>>
- Ormerod, S. J., Rundle, S. D., Wilkinson, S. M., Daly, G. P., Dale, K. M. & I. Juttner (1994). Altitudinal trends in the diatoms, bryophytes, macroinvertebrates and fish of a Nepalese riversystem. *Freshwater biology*. 32(2): 309–322.

- Palmer, S. M., Hope, D., Billett, M. F., Dawson, J. J. C. & C. L. Bryant (2001). Sources of organic and inorganic carbon in a headwater stream: evidence from carbon isotope studies. *Biogeochemistry*. 52(3): 321–338.
- Pan, Y., Stevenson, R. J., Hill, B. H., Herlihy, A. T. & G. B. Collins (1996). Using diatoms as indicators of ecological conditions in lotic systems: a regional assessment. *Journal of the North American benthological society*. 15(4): 481–495.
- Passy, S. I. (2007). Community analysis in stream biomonitoring: what we measure and what we don't. *Environmental monitoring and assessment*. 127(1-3): 409-417.
- Passy, S. I. (2010). A distinct latitudinal gradient of diatom diversity is linked to resource supply. *Ecology*. 91(1): 36-41.
- Pinsky, M. L., Worm, B., Fogarty, M. J., Sarmiento, J. L. & S. A. Levin (2013). Marine taxa track local climate velocities. *Science*. 341(6151): 1239-1242.
- Poff, N. L. (1997). Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *The North American benthological society*. 16(2): 391–409.
- Potapova, M. G. (1996). Epilithic algal communities in rivers of Kolyma Mountains, NE Siberia, Russia. *Nova Hedwigia*. 63(3-4): 309–334.
- Potapova, M. G & D. F. Charles (2002). Benthic diatoms in USA rivers: distributions along spatial and environmental gradients. *Journal of biogeography*. 29(2): 167–187.
- Power, M. E. (1992). Habitat heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs. *Ecology*. 73(5): 1675- 1688.
- Pringle, C. M., Naiman, R. J., Bretschko, G., Karr, J. R., Oswood, M. W., Webster, J. R., Welcomme, R. L. & M. J. Winterbourn (1988). Patch dynamics in lotic ecosystems: the stream as a mosaic. *Journal of the North American benthological society*. 7(4): 503-524.

- Quinn, G. P. & M. J. Keough (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. 537 s. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rahbek, C. (1995). The elevational species richness: a uniform pattern? *Ecography*. 18(2): 200–205.
- Rahbek, C. (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology letters*. 8(2): 224–239.
- Ritter, E. (2007). Carbon, nitrogen and phosphorus in volcanic soils following afforestation with native birch (*Betula pubescens*) and introduced larch (*Larix sibirica*) in Iceland. *Plant and soil*. 295(1): 239–251.
- Roberts, M.S. & F. M. Cohan (1995). Recombination and migration rates in natural populations of *Bacillus subtilis* and *Bacillus mojavensis*. *Evolution*. 49(6): 1081-1094.
- Roberts, S., Sabater, S. & J. Beardall (2004). Benthic microalgal colonization in streams of differing riparian cover and light availability. *Journal of phycology*. 40(6): 1004–1012.
- Round, F. E., Crawford, R. M. & D. E. Mann (1990). *The diatoms. Biology & morphology of the genera*. 747 s. Cambridge University Press, Cambridge.
- Round, F. E. (1993). *A review and methods for the use of epilithic diatoms for detecting and monitoring changes in river water quality (Methods for the examination of waters and associated materials)*. 65 s. Her Majesty's Stationary Office, London.
- Schröder, M., Sondermann, M., Sures, B. & D. Hering (2015). Effects of salinity gradients on benthic invertebrate and diatom communities in a German lowland river. *Ecological indicators*. 57: 236–248.
- Shen, C., Xiong, J., Zhang, H., Feng, Y., Lin, X., Li, X., Liang, W. & H. Chu (2013). Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. *Soil biology and biochemistry*. 57: 204–211.

- Skrzypek, G., Paul, D. & B. Wojtuń (2008). Stable isotope composition of plants and peat from Arctic mire and geothermal area in Iceland. *Polish polar research*. 29(4): 365-376.
- Soininen, J., Paavola, R. & T. Muotka (2004). Benthic diatom communities in boreal streams: community structure in relation to environmental and spatial gradients. *Ecography*. 27(3): 330–342.
- Soininen, J. (2007). Environmental and spatial control of freshwater diatoms - a review. *Diatom research*. 22(2): 473–490.
- Soininen, J. & J. Weckström (2009). Diatom community structure along environmental and spatial gradients in lakes and streams. *Fundamental and applied limnology*. 174(3): 205-213.
- Soininen, J., Korhonen, J. J., Karhu, J. & A. Vetterli (2011). Disentangling the spatial patterns in community composition of prokaryotic and eukaryotic lake plankton. *Limnology & Oceanography*. 56(2): 508-520.
- Soininen, J. (2012). Macroecology of unicellular organisms - patterns and processes. Minireview. *Environmental microbiology reports*. 4(1): 10-22.
- Soininen, J., Jamoneau, A., Rosebery, J. & S. I. Passy (2016). Global patterns and drivers of species and trait composition in diatoms. *Global ecology and biogeography*. 25(8): 940-950.
- Soosalu, H. & R. S. White (2007). Herðubreið 2006 – seismic project, scientific report. *University of Cambridge*.
- Stevens, G. C. (1989). The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American naturalist*. 133(2): 240–256.
- Stevenson, R. J. (1996a). An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats. *Teoksessa* Stevenson, R. J., Bothwell, M. L. & R. L. Lowe (toim.): *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*, 3-30. Academic Press, San Diego.
- Stevenson, R. J. (1996b). The stimulation and drag of current. *Teoksessa* Stevenson, R. J., Bothwell, M. L. & R. L. Lowe (toim.): *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*, 321-340. Academic Press, San Diego.

- Stevenson, R. J., Pan, Y. & H. van Dam (2010). Assessing environmental conditions in rivers and streams with diatoms. *Teoksessa* Smol, J. P. & E. F. Stoermer (toim.): *The diatoms: applications for the environmental and earth sciences*, 2. p., 57-85. Cambridge University Press, Cambridge.
- Storch, D., Brown, J.H. & P. A. Marquet (2007). *Scaling Biodiversity*. 740 s. Cambridge University Press, New York.
- Tang, T., Wu, N., Li, F., Xiaocheng, F. & Q. Cai (2013). Disentangling the roles of spatial and environmental variables in shaping benthic algal assemblages in rivers of central and northern China. *Aquatic ecology*. 47(4): 453–466.
- Teittinen, A., Kallajoki, L., Meier, S., Stigzelius, T., & J. Soininen (2016). The roles of elevation and local environmental factors as drivers of diatom diversity in subarctic streams. *Freshwater biology*. 61(9): 1509-1521.
- ter Braak, C. J. F. & I. C. Prentice (1988). A theory of gradient analysis. *Advances in ecological research*. 18: 271–317.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. *Monographs in population biology*. 296 s. Princeton University Press, Princeton, United States of America.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & C. E. Cushman (1980). The river continuum concept. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*. 37(1): 130–137.
- Vanormelingen, P., Verleyen, E. & W. Vyverman (2008). The diversity and distribution of diatoms: from cosmopolitanism to narrow endemism. *Biodiversity and conservation*. 17(2): 393-405.
- Vedenlaatuopas (2013). Vanjavesikeskus. 18.12.2018.
<http://www.vanajavesi.fi/onnimonni/wp-content/uploads/2014/02/vvk_vedenlaatuopas_vedos_191213.pdf>

- Vilbaste, S. & J. Truu (2003). Distribution of benthic diatoms in relation to environmental variables in lowland streams. *Hydrobiologia*. 493(1): 81-93.
- Virtanen, L. & J. Soininen (2012). The roles of environment and space in shaping stream diatom communities. *European journal of phycology*. 47(2): 160-168.
- Walker, T. R., Crittenden, P. D., Dauvalter, V. A., Jones, V., Kuhry, P., Loskutova, O., Mikkola, K., Nikula, A., Patova, E., Ponomarev, V. I., Pystina, T., Rätti, O., Solovieva, N., Stenina, A., Virtanen, T. & S. Young (2009). Multiple indicators of human impacts on the environment in the Pechora Basin, north-eastern European Russia. *Ecological indicators*. 9(4): 765-779.
- Wang, J., Soininen, J., Zhang, Y., Wang, B., Yang, X. & J. Shen (2011). Contrasting patterns in elevational diversity between microorganisms and macroorganisms. *Journal of biogeography*. 38(3): 595–603.
- Wang, J., Meier S., Soininen, J., Casamayor, E. O., Pan, F., Tang, X., Yang, X., Zhang, Y., Wu, Q., Zhou, J. & J. Shen (2016). Regional and global elevational patterns of microbial species richness and evenness. *Ecography*. 40(3): 393-402.
- Ward, J. W. (1994). Ecology of alpine streams. *Freshwater biology*. 32(2): 277–294.
- Webster, J. R., Covich, A. P., Tank, J. L. & T. V. Crockett (1994). Retention of coarse organic particles in streams in the Southern Appalachian mountains. *Journal of the North American Benthological Society*. 13(2): 140-150.
- Weckström, K. & S. Juggins (2006). Coastal diatom-environment relationships from the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Journal of phycology*. 42(1): 21-35.
- Wetzel, G.R. (1983). *Limnology*. 2. p. 767 s. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Williamson, T. J., Cross, W. F., Benstead, J. P., Gíslason, G. M., Hood, J. M., Huryn, A. D., Johnson, P. W. & J. R. Welter (2016). Warming alters coupled carbon and nutrient cycles in experimental streams. *Global change biology*. 22(6): 2152-2164.

- Winter, J. G. & H. C. Duthie (2000). Epilithic diatoms as indicators of stream total N and total P concentration. *Journal of the North American benthological society*. 19(1): 32-49.
- Young, R. G., Matthaei, C. D & C. R. Townsend (2008). Organic matter breakdown and ecosystem metabolism: functional indicators for assessing river ecosystem health. *Journal of the North American benthological society*. 27(3): 605-625.

Liitteet

Liite 1. Näytepaikkojen ympäristömuuttujat. Näytepaikkojen numerot vastaavat sijainteja kuvassa 4. Näytepaikkojen kirjainlyhenteet: K = Kerlingarfjöll, P= Þakgil, H = Herðubreið, W = Westfjords.

Näytepaikka	Lajirun- saus	Korkeus (m mpy)	pH	Sähkön- johta- vuus (μS/cm)	Lämpö- tila (°C)	Kivikoko (cm ³)	Uoman syvyys (cm)	Uoman leveys (m)	Virtaus- nopeus (m/s)	Koko- naistyp- pi (μg/l)	Koko- naisfos- fori (μg/l)
1 K	30	25	8,6	113	16	1685	19,1	51,2	0,8	1406	68
2 K	25	78	8,9	59,4	8,4	3021	32,3	54	1,2	247	53
3 K	27	79	9,9	63,9	7,3	1231	24,6	8,4	2	131	43
4 K	30	250	9,7	21,7	13	2092	21,3	22	1,5	1081	45
5 K	24	476	8,4	89	11,5	2175	19,6	40	1,2	39	71
6 K	24	921	5,7	171	11,2	715	18,4	3	0,9	951	44
7 K	35	861	7,8	42,5	2,6	2385	10,4	1	0,8	1150	29
8 K	9	693	8	235	12,3	1540	13,1	7	1	282	41
9 K	24	602	9,5	127	11,3	900	11,4	15	0,5	118	29
10 K	24	548	8,7	93,1	12,5	528	8,7	1,5	0,4	131	37
11 K	43	431	8,6	44,6	11,8	576	33,3	50	1,5	347	57
12 K	22	87	9,4	158	17,7	104	14	20	0,1	258	46
13 K	25	110	9,3	104	13	1262,5	19,3	22	1	131	32
14 P	23	7	8,8	103	10,4	346,5	14,9	7	0,8	374	70
15 P	16	148	8	87,5	10,4	257	11,5	1	0,3	658	70
16 P	17	147	7,9	85,5	8,3	431	14,6	2,5	0,8	576	71
17 P	15	126	9	90,4	10,8	448	14,7	10	0,8	565	107
18 P	15	122	7,5	125	4,8	1014	17,2	8	2	350	112
19 P	27	183	7,1	111	11,8	183,5	14,7	1	0,3	247	31
20 P	33	188	8,1	85	14,6	159	11,8	1,2	0,3	319	35
21 P	26	15	8,2	80,9	12,1	231	25,2	40	1,5	1344	124
22 P	25	15	9,3	148	10,4	196	26,1	2	1	1239	81
23 H	29	523	8,5	107	14,1	337,5	19,4	3	0,8	500	26
24 H	31	547	8,2	80	11,9	225	10,7	1,2	0,3	316	35
25 H	15	467	9,1	75,3	10,9	72	17,5	3	1,2	36	54
26 H	26	484	8,2	71,2	12,7	427,5	15,7	4	1,4	1211	62
27 H	35	540	9,7	73	12,5	861	33,6	40	1,2	1075	51
28 H	25	890	8,7	57,3	9,8	280	9,4	5	1	678	31
29 H	39	783	8,4	60,5	13,4	157,5	6,6	1	0,3	237	28
30 H	31	487	9,3	145	9,1	64	23,6	6	0,8	384	73
31 H	30	344	9	93,6	11,6	2512	18,5	40	0,3	87	31
32 H	31	357	9,3	100	9,4	67,5	13,5	20	0,3	77	53
33 H	29	368	9,7	120	10,5	105	11,7	6	0,5	487	38
34 W	13	10	8,3	94,6	13,1	416,5	10,2	2	0,5	951	17
35 W	16	9	8,3	58,4	12,5	280	20	3	1,2	200	17
36 W	20	38	8,4	56,3	12,9	329	17,2	5	0,8	39	21
37 W	21	60	8,3	55,2	12,4	421,5	15,9	20	1	90	20
38 W	23	81	7,9	52,3	12,7	632	18,6	5	0,8	63	19
39 W	24	191	7,5	51,1	12,7	1129	22,8	5	1,2	73	17

40 W	28	419	7,9	35,9	12	210	6,7	4	0,2	124	33
41 W	23	389	7,9	67,1	12,3	309	7,3	2	0,3	842	26
42 W	22	325	8	52,1	12,3	6424,5	14	4	1	186	21
43 W	17	249	7,9	57,1	12,2	308	15,3	6	1	288	17
44 W	17	110	7,8	609	11,3	494	11,9	8	1,2	1013	27
45 W	21	29	7,8	80,6	13,7	465	17,5	10	1,5	124	18

Liite 2. 19 runsainta lajia, niiden lyhenteet (esitetty kuvassa 9) ja prosentuaaliset osuudet kaikista tutkimusalueen pölväsoluista.

Laji	Lyhenne	Prosentuaalinen osuus (%)
<i>Achnanthes lanceolata</i>	ACHLAN	5,0
<i>Achnanthes minutissima</i>	ACHMIN	2,6
<i>Achnanthes subatomoides</i>	ACHSUB	1,5
<i>Cocconeis placentula</i>	COCPLA	4,5
<i>Cymbella silesiaca</i>	CYMSIL	4,2
<i>Diatoma mesodon</i>	DIAMES	2,8
<i>Epithemia turgida</i>	EPITUR	4,5
<i>Fragilaria arcus</i>	FRAARC	10,6
<i>Fragilaria capucina</i>	FRACAP	8,3
<i>Fragilaria ulna</i>	FRAULN	9,8
<i>Gomphonema minutum</i>	GOMMIN	6,4
<i>Meridion circulare</i>	MERCIR	4,4
<i>Navicula menisculus</i>	NAVMEN	1,9
<i>Navicula radiosa</i>	NAVRAD	1,9
<i>Nitzschia inconspicua</i>	NITINC	1,8
<i>Nitzschia liebetruhtii</i>	NITLIE	2,3
<i>Nitzschia palea</i>	NITPAL	1,4
<i>Nitzschia perminuta</i>	NITPER	1,8
<i>Tabellaria flocculosa</i>	TABFLO	10,2